ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

9

СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.8

© О. В. Яковлева,[1] А. А. Коробков,[2] Э. В. Бойко [3]

СТРОЕНИЕ СЛИЗЕСОДЕРЖАЩИХ КЛЕТОК В ПЕРИКАРПИИ СЕМЯНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*)

O. V. YAKOVLEVA, A. A. KOROBKOV, E. V. BOYKO. STRUCTURE OF MUCILAGE CONTAINING CELLS IN ACHENE PERICARP OF SOME SPECIES OF *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*)

[1, 2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Лаборатория анатомии и морфологии растений
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: olga@KD1537.spb.edu
[3] Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 29.12.2001

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа изучено строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок нескольких видов рода *Artemisia*. Установлено, что в экзокарпии встречаются несколько разновидностей слизесодержащих клеток. Основные различия между ними обнаруживаются во внутреннем содержимом этих клеток. В слизи одних содержится кремний, в слизи других — целлюлозные пластинки, часто организованные в стопки. На поперечных и продольных срезах слизесодержащие клетки отличаются от основных клеток экзокарпия разбухшими электронно-прозрачными наружными клеточными стенками, в которых отсутствуют соединения кремния. Клетки с погруженными в слизь целлюлозными пластинками образуют комплексы. У разных видов полыней комплексы состоят из разного числа клеток, объединенных единой клеточной стенкой. Обнаружено, что «ослизнение» или «неослизнение» наружных клеточных стенок слизесодержащих клеток обусловлено 3 факторами: отсутствием в них цементирующего вещества (кремния), отсутствием или наличием кутикулы на наружных клеточных стенках и характером содержимого самих клеток.

Ключевые слова: *Artemisia*, семянки, перикарпий, слизесодержащие клетки, целлюлоза, кремний, кутикула.

Исследованы семянки 9 видов рода *Artemisia*, относящегося к трибе *Anthemideae* сем. *Asteraceae* и включающего более 500 видов. Одной из характерных и интересных особенностей семянок многих видов рода *Artemisia* является широкое распространение в их наружных покровах чешуеподобных «ослизняющихся» клеток (Bunge, 1851; Maximovich, 1872; Александров, Савченко, 1947; Коробков, 1981). Наружные стенки этих клеток при увлажнении разрываются, выпуская слизеподобное вещество. Практически во всех работах, где приводятся данные об анатомическом строении семянок рода *Artemisia*, сообщается об «ослизняющихся» клетках (Конычева, Бутник, 1968; Алимухамедова, 1969; Коробков, 1981; Ouyahya, Viano, 1990; Ouyahya, 1995). С точки зрения современных представлений о строении слизевых клеток, термин «ослизняющиеся клетки» не удачен, так как он не отражает ни строения самих клеток, ни локализацию, ни происхождение слизи (Яковлева, 1988, 1990, 1991, 1994, 1997).

В задачу настоящего исследования входило изучение с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) строения слизесодержащих клеток перикарпия семянок рода *Artemisia*.

Материал и методика

С помощью ТЭМ исследовали слизевые клетки в перикарпии семянок у 9 видов *Artemisia*.

Весь материал для исследования предоставлен А. А. Коробковым (время, место сбора и хранения материала указаны в таблице).

Семянки фиксировали по общепринятой методике 3%-м раствором глутаральдегида и 2%-м раствором четырехокиси осмия. Обезвоживание проводили в серии растворов ацетона возрастающих концентраций (от 30 до 100%). Заливку проводили в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы (толщиной около 20 нм) приготавливали на ультрамикротоме Ultracut-E. Срезы контрастировали цитратом свинца в течение 5 мин. Изучение и фотографирование срезов проводили с помощью ТЭМ Tesla BS-500.

Для выявления слизи полутонкие срезы (толщиной около 4 микрон) окрашивали 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере и 1%-м раствором перманганата калия.

Наличие кремния и его соединений в семянках *Artemisia arctica*, *A. nitrosa*, *A. pycnorhiza*, *A. caespitosa*, *A. commutata* определяли по методике E. F. Stoermer et al. (1965). Ультратонкие срезы, окрашенные цитратом свинца, помещали на 15—20 мин в 1%-ю плавиковую (фтороводородную, HF) кислоту. После этого сеточки со срезами промывали дистиллированной водой и изучали в ТЭМ.

Результаты исследования

В качестве тестовых объектов, различающихся структурой слизевых клеток экзокарпия, выбраны семянки *Artemisia arctica*, *A. subarctica*, *A. commutata* и *A. pycnorhiza*. У всех видов слизь сосредоточена внутри клеток, и они, по нашей терминологии, являются слизесодержащими (Яковлева, 1991, 1994). Основное различие слизесодержащих клеток заключается в том, что у первых 2 видов они при соприкосновении с водой не разрушаются (табл. I, *1*), а у последних — разрушаются («ослизняются») (табл. I, 2).

Слизесодержащие клетки *Artemisia arctica* и *A. subarctica*

У *A. arctica* встречается 2 разновидности слизесодержащих клеток: с толстой наружной клеточной стенкой (табл. II, *1*) и с тонкой (табл. II, 2). У клеток обеих разновидностей наружная клеточная стенка складчатая, сложена рыхло расположенными мембранами (табл. II, *1, 2*; III, *1, 2*). На поверхности клеток обеих разновидностей и на поверхности не содержащих слизи клеток имеется тонкая (около 0.27 мкм) кутикула (табл. III, *1—4*). В клетках с толстой наружной клеточной стенкой остатки цитоплазмы (судя по электронным фотографиям) отделены от слизи дополнительной клеточной стенкой (рис. 1, *а*; табл. II, *1*). У клеток с тонкой клеточной стенкой подобного не наблюдается (табл. II, 2). Для более точного описания требуется дополнительное исследование живого материала на последовательных этапах созревания семянок.

Слизь обеих разновидностей клеток мелкогранулярная. У клеток с толстой наружной клеточной стенкой она пористая (табл. II, *1*), в центре электронно-светлых пор часто проявляется едва заметный сетчатый рисунок (табл. II, *1*; табл. IV, *1, 2*). У клеток с тонкой клеточной стенкой слизь аморфная (табл. II, 2). Терминология и классификация слизи в слизесодержащих клетках взяты из работ Яковлевой с соавт. (2000а, б).

Наружная клеточная стенка слизесодержащих клеток *A. subarctica* толстая (табл. I, *1*; II, *3, 5*; III, *6*), состоит из рыхло расположенных мембран; с поверхности

Характеристика слизесодержащих клеток и поверхности перикарпия исследованных видов *Artemisia*

Вид	Место сбора материала (по этикеткам)	Слизесодержащие клетки (СК)		Толщина кутикулы, мкм[1]
		без целлюлозы	с целлюлозой	
A. arctica Less.	Чукотский п-ов, залив Св. Лаврентия, о-в Беннета, основание склона кустарничково-разнотравной тундры, 21 VIII 1969, А. Коробков	СК только в экзокарпии; разновидности с разной толщиной клеточных стенок; в слизи много кремния	Отсутствуют	0.27 ± 0.01
A. subarctica Krasch.	Якутская АССР, долина р. Индигирки, окр. пос. Депутатского, 1955 г., А. Кондратьева	СК в экзокарпии и во внутренних тканях перикарпия; СК в экзокарпии располагаются парами в ряд или одна над другой; слизь отложена в вакуоль (?); в слизи мало кремния	»	Кутикула практически отсутствует
A. pycnorhiza Ledeb.	Горно-Алтайская автономная обл., Кош-Агачский р-н, по Чуйскому тракту, окр. с. Курай, П-470 м., каменистые склоны, 14 VIII 1962 г., С. Тимохина	Отсутствуют	Целлюлозные мембраны организованы в столбики, которые подковообразно изогнуты	0.11 ± 0.01
A. depauperata Krasch.	Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, верховья р. Аккал, разнотравье, 26 VIII 1995 г., А. Шмаков	»	То же	0.08 ± 0.01
A. commutata Bess.	Алтайский край, окр. г. Барнаула, пос. Южный, ленточный сосново-березовый бор, склон оврага, 19 IX 1999 г., А. Коробков	»	» »	0.56 ± 0.03
A. altaiensis Krasch.	Алтай, Ойротия, Кош-Агачский р-н, Чуйская степь, колхоз Мухор-Тархата, близ селения, моренное плато, 6 IX 1937 г., О. Полянская	»	» »	Практически отсутствует
A. nitrosa Web. ex Stechm.	Алтайский край, Славгородский р-н, оз. Бурлинское, пологий склон к озеру, 5 X 1999 г., А. Коробков	»	» »	То же

Вид	Место сбора материала (по этикеткам)	Слизесодержащие клетки (СК)		Толщина кутикулы, мкм[1]
		без целлюлозы	с целлюлозой	
A. caespitosa Ledeb.	Алтай, Кош-Агачский аймак, в ущелье р. Тобожок, щебнистая полупустыня, 9 IX 1936 г., Б. Шишкин	Отсутствуют	Пучки фибрилл	Практически отсутствует
A. laciniata Willd.	П-ов Камчатка, окр. пос. Усть-Камчатск, приморские песчаные валы, разнотравно-кустарничковая луговина, 25 IX 1970 г., А. Коробков	»	Пучки длинных фибрилл	0.08 ± 0.01
A. flava Jurtz.	Западная Чукотка, окр. пос. Бараниха, западный склон горы Эльвеней, северный распадок, 4 VIII 1971 г., А. Галанин	»	Отсутствуют	0.12 ± 0.08
A. globularia Bess.	Берингово море, Прибыловы о-ва, о-в Св. Павла, 9 VIII 1932 г., Э. Хультен	Отсутствуют (имеются в семенной кожуре)	»	0.31 ± 0.05

Примечание. [1] Кутикула на поверхности клеток экзокарпия.

складчатая и не покрыта кутикулой (табл. III, *6*). Слизь находится в вакуоли (табл. II, *3, 5*). Слизесодержащие клетки этого вида на поперечном срезе могут располагаться в 2 ряда: 2 клетки рядом (рис. 1, *б*; табл. II, *3, 4*) или одна клетка над другой (табл. II, *5, 6*). В первом случае клетки разделены относительно тонкой извитой антиклинальной клеточной стенкой. Наружная клетка во втором случае сильно сжата, внутренняя — с хорошо выраженной полостью (табл. II, *5, 6*).

Слизь *A. subarctica* хорошо окрашивается толуидиновым синим и, вероятно, является гемицеллюлозной. Слизь мелкогранулярная: в наружных клетках плотная, аморфная и пористая (табл. II, *6*; III, *6*), во внутренних — рыхлая, аморфная и сетчатая (табл. IV, *3*). В слизи *A. subarctica* имеются уплотненные тяжи, но они встречаются значительно реже, чем в слизи *A. arctica* (табл. IV, *1—3*).

Слизесодержащие клетки у *Artemisia subarctica* встречаются и во внутренних тканях у секреторных каналов. Слизь в этих клетках мелкогранулярная, сетчатая (табл. IV, *4*).

Слизесодержащие клетки экзокарпия *Artemisia arctica* в основном одиночные, расположены в один ряд, у *A. subarctica* чаще немного выступают над основными клетками (табл. I, *1*) и с поверхности представлены цепочкой клеток; слизевые клетки этого вида могут быть и одиночными.

Слизесодержащие клетки *Artemisia commutata* и *A. pycnorhiza*

Как указывалось выше, слизепроизводящие клетки этих видов при соприкосновении с водой разрушаются («ослизняются»). Такое явление встречается у подавляющего числа видов рода *Artemisia*.

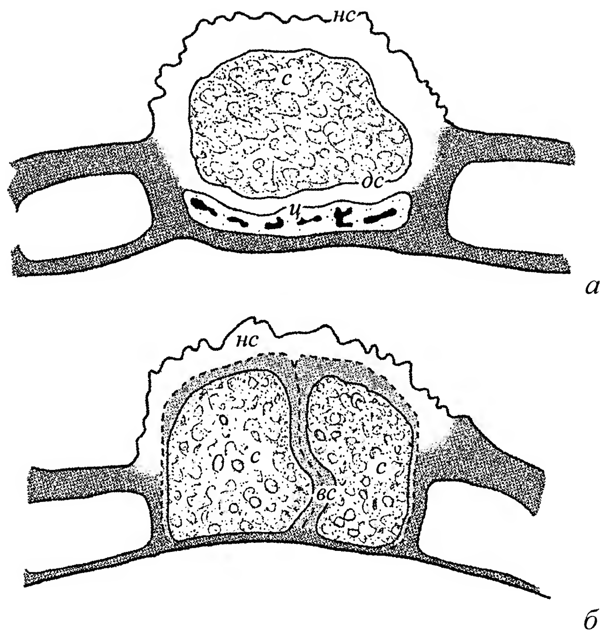


Рис. 1. Схемы строения слизесодержащих клеток *Artemisia arctica* (*а*) и *A. subarctica* (*б*).
вс — внутренняя антиклинальная клеточная стенка, *дс* — дополнительная клеточная стенка, *нс* — наружная клеточная стенка, *с* — слизь, *ц* — остатки цитоплазмы.

На продольном срезе слизесодержащие клетки этих видов узкие и высокие (табл. V, *1, 6*). Наружные клеточные стенки относительно тонкие (табл. V, *2*). Наружная тангенциальная стенка светлая, внутренняя — темная, электронно-плотная и почти в 2 раза тоньше наружной (табл. V, *3, 4*). Полости клеток заполнены слизью, в которую погружены подковообразно изогнутые тяжи (рис. 2, *а*; табл. V, *1, 6*). Слизь фибриллярная, крупноячеистая, находится по периферии клеток, иногда в центре (табл. V, *1, 5*). В центре клетки находятся остатки цитоплазмы, наиболее хорошо выраженные в верхней ее части (рис. 2, *а*; табл. V, *1, 6*).

Подковообразная структура изогнутой частью обращена к наружной тангенциальной клеточной стенке, а концами упирается во внутреннюю тангенциальную (рис. 2, *а*). Тяжи состоят из сдвоенных мембран, параллельно упакованных в столбики (рис. 2, *а, б*; табл. IV, *5*; V, *1, 3, 4, 6*). Сдвоенные мембраны в свою очередь сложены плотно прилегающими друг к другу короткими мембранами (табл. IV, *6*).

На поперечном срезе слизесодержащие клетки в 5—10 раз шире и в 4—6 раз выше основных клеток экзокарпия. Подковообразные структуры на поперечном срезе представлены стопкой мембран конической формы (рис. 2, *б*; табл. I, *2*).

Содержимое слизесодержащих клеток на полутонких срезах практически не окрашивается толуидиновым синим и хорошо окрашивается раствором перманганата калия, что свидетельствует о наличии целлюлозы в этих клетках.

Слизесодержащие клетки *Artemisia commutata*, *A. pycnorhiza* никогда не бывают одиночными, а образуют комплексы из 4—5 и более клеток. Комплексы вытянуты вдоль оси семянки (табл. I, *3*). С поверхности они возвышаются над основными, не содержащими слизи, клетками и имеют вид плотно прижатых друг к другу костяшек с выпуклой поверхностью (табл. I, *4*). Слизевой комплекс снаружи имеет общую, состоящую из рыхло расположенных волокон, оболочку, которая, вероятно, принадлежит материнской клетке (рис. 2, *а, б*; табл. V, *1, 2, 3, 6*). Внутренняя тангенциальная стенка слизевого комплекса электронно-плотная и в 4—5 раз тоньше наружной (табл. V, *1, 4, 6*). На наружной поверхности слизевых комплексов и основных клеток эпидермы имеется тонкая кутикула (табл. V, *1—3, 6*).

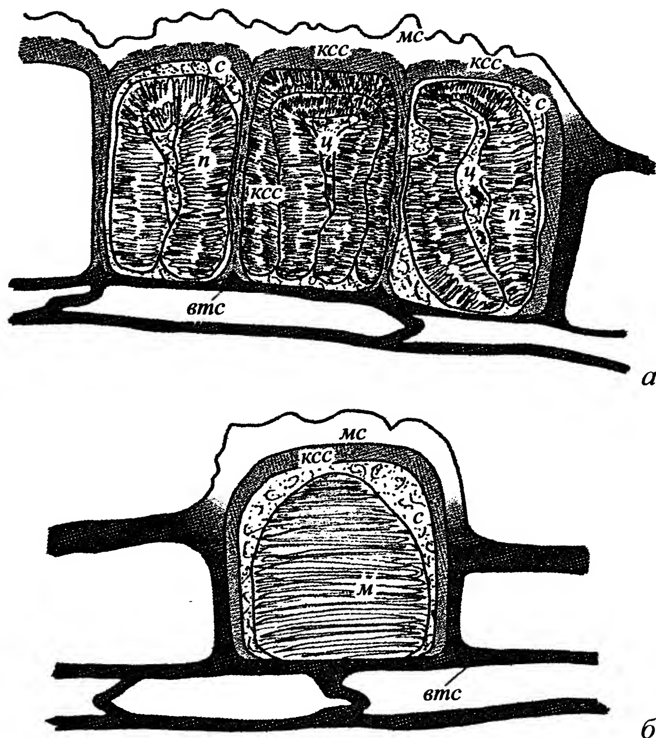


Рис. 2. Схемы строения слизесодержащих комплексов *Artemisia commutata* на продольном (*а*) и поперечном (*б*) срезах.

втс — внутренняя тангенциальная стенка слизевого комплекса, *ксс* — клеточная стенка слизесодержащей клетки, *м* — целлюлозные мембраны, *мс* — клеточная стенка материнской клетки, *п* — подковообразная структура. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Аналогичное строение слизесодержащих клеток и комплексов обнаружено у большинства изученных видов (см. таблицу). Слизевые комплексы у разных видов имеют разную длину и конфигурацию. Они могут иметь вид лесенки с вогнутой поверхностью или плотно прижатых друг к другу элементов с выпуклой поверхностью (табл. I, *4*), с поперечной или продольной исчерченностью поверхности и т. п. Основными различиями между видами являются: число клеток, входящих в комплекс, высота и ширина составляющих клеток и соответственно высота и ширина тяжей целлюлозы. У *A. caespitosa* и *A. laciniata* в структуре целлюлозных тяжей имеются отличия от вышеописанных видов. Так, у *A. caespitosa* целлюлозные мембраны сгруппированы в пучки, хаотично расположенные в слизи. У *A. laciniata* целлюлозные мембраны имеют значительную протяженность и не состоят из более коротких пластинок.

Распределение кремния в клеточных стенках и слизи

Наружные клеточные стенки слизевых клеток *A. arctica*, *A. nitrosa*, *A. pycnorhiza*, *A. caespitosa*, *A. commutata* практически не содержат кремния, в то время как клеточные стенки соседних клеток полностью пропитаны им (табл. III, *5*, *6*). Кремний отложен в клеточных стенках в аморфной форме. У *A. commutata* кремний в аморфной форме присутствует в слизи (табл. V, *5*), а у *A. arctica* — в уплотненных участках слизи (табл. III, *5*).

Обсуждение

Применение ТЭМ позволило детально рассмотреть строение слизесодержащих клеток и объяснить «ослизнение» клеток, происходящее при смачивании семянок водой.

У всех изученных нами видов слизевые клетки являются слизесодержащими, т. е. слизь содержится внутри клеточных стенок. У подавляющего числа видов в слизи таких клеток содержится целлюлоза и такие клетки организованы в слизевые комплексы.

Как показали наши исследования, наружные клеточные стенки слизесодержащих клеток и слизевых комплексов семянок *A. arctica*, *A. nitrosa*, *A. pycnorhiza*, *A. caespitosa*, *A. commutata* состоят из рыхло расположенных фибрилл, практически не содержат кремния, в то время как клеточные стенки соседних клеток, не содержащих слизи, полностью пропитаны кремнием. Виды различаются по наличию кутикулы на поверхности перикарпия и особенно на поверхности клеточных стенок слизепроизводящих клеток. Как мы уже отмечали ранее, у большинства видов встречаются «ослизняющиеся» слизевые комплексы. Слизепроизводящие клетки этих видов разрушаются даже при минимальном количестве воды в фиксаторе. Однако у ряда видов, в частности у *A. commutata*, *A. pycnorhiza*, часть слизевых комплексов остается не разрушенной. Мы объясняем это наличием кутикулы на поверхности перикарпия, так как у видов без кутикулы (*A. nitrosa*, *A. caespitosa*, *A. laciniata*) при фиксации разрушаются все слизевые комплексы.

У видов с неразрушающимися слизесодержащими клетками также может иметься или отсутствовать кутикула на наружных клеточных стенках перикарпия. По этому признаку различаются *A. arctica* и *A. subarctica*. *A. arctica* была отнесена А. А. Коробковым (1981) к группе видов, у которых семянки при прорастании не покрываются слизью (не ослизняющиеся семянки). В эту же группу отнесены виды, у которых слизевые клетки в семянках отсутствуют (например, *A. flava* и *A. globularia*). На поверхности перикарпия 3 перечисленных видов имеется относительно толстая кутикула (0.12 мкм и толще) (см. таблицу). *Artemisia subarctica* отнесена к другой группе, семянки которых ослизняются отдельными каплями (Коробков, 1981). По нашим данным, у *A. subarctica* кутикула отсутствует на поверхности клеток перикарпия. Кроме этого существуют виды, у которых при смачивании водой выделения слизи не происходит, и считается, что слизь у этих видов отсутствует. Вполне возможно, что и у этих видов на поверхности семянок имеется толстая кутикула, препятствующая разрушению клеточных стенок и выходу слизи наружу.

С помощью ТЭМ нами детально изучено внутреннее содержимое слизесодержащих клеток. У видов *A. arctica* и *A. subarctica* в клетках не содержатся целлюлозные мембраны. Слизь скреплена плотными тяжами, в состав которых входит кремний; у *A. arctica* этих тяжей больше, чем у *A. subarctica*. Вероятно, отсутствие кутикулы у *A. subarctica* и незначительное содержание в слизи скрепляющих слизь кремнийсодержащих тяжей объясняют наличие незначительного (в виде капель) количества слизи на поверхности перикарпия. Совершенно иная картина наблюдается у видов, в клетках которых содержатся целлюлозные мембраны. Как мы указывали выше, целлюлозные мембраны упакованы в подковообразно изогнутые столбики. Мембраны, составляющие столбики, являются парными, причем каждая отдельная мембрана сложена из более коротких мембран, которые в виде черепицы налегают друг на друга. При поступлении воды в клетку столбики распрямляются. Их парно-сложенные мембраны можно рассматривать как капилляры, по которым быстро всасывается вода. Парные мембраны раздуваются и раздвигаются благодаря подвижности более коротких, слагающих их мембран. Короткие мембраны ориентируются под углом друг к другу, и постепенно вся конструкция распадается на части. Вся эта система действует очень быстро. Разработанная нами схема процесса согласуется с данными некоторых авторов, которые отмечают, что при смачивании водой самый внешний слой оболочки

не «ослизняется», а прорывается разбуханием лежащих под ним слоев (Бородин, 1938; Александров, Савченко, 1947).

Заключение

Таким образом, в перикарпии семянок изученных видов рода *Artemisia* слизевые клетки встречаются преимущественно в экзокарпии, но имеются и во внутренних тканях (*A. subarctica*). Все клетки содержат слизь в периплазматическом пространстве (*A. arctica*, *A. subarctica*, *A. nitrosa*, *A. pycnorhiza*, *A. caespitosa*, *A. commutata*) или в вакуоле (*A. subarctica*). Обнаружены 2 разновидности слизесодержащих клеток (у *A. arctica* с толстой наружной клеточной стенкой и с тонкой) и разное их расположение (у *A. subarctica* клетки располагаются в 2 ряда: 2 клетки рядом или 1 клетка над другой). Выявлено различие в содержимом клеток. У одних видов в слизи находятся тяжи кремния, у других — целлюлозные мембраны, которые могут быть собраны в пучки или организованы в столбики. Слизесодержащие клетки с целлюлозными мембранами в слизи являются элементарными составляющими слизевых комплексов. «Ослизнение» или «неослизнение» клеток и клеточных комплексов связано с отсутствием или наличием кутикулы на поверхности перикарпия.

Хотелось бы обратить внимание на большое сходство слизесодержащих клеток перикарпия семянок некоторых видов рода *Artemisia* со слизесодержащими клетками семенной кожуры представителей рода *Goodenia* (*Goodeniaceae*) (Яковлева, оригинальные неопубликованные данные). Слизесодержащие клетки у *A. caespitosa* (секц. *Absinthium*) и *Goodenia pinnatifida*, *G. ovata* тонкостенные, заполнены слизью (образующей сетчатый рисунок), в которую погружены пучки целлюлозных мембран. Эти факты, возможно, подтверждают точку зрения А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), что порядок *Asterales* имеет много общего с порядком *Goodeniales*, и их происхождение идет от *Goodenia*-подобных предков.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь при подготовке статьи к печати Л. М. Ротенфельд, выполнявшей фотоработы; А. Н. Ивановой, осуществлявшей компьютерную обработку фотографий и рисунков; студенту СПбГУ А. Ю. Яковлеву, набиравшему сводные таблицы по результатам исследований. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48561).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об ослизняющихся клетках на семянках сложноцветных // Советская ботаника. 1947. Т. 15. № 3. С. 133—144.

Александров В. Г., Савченко М. И. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их произрастания и местообитания // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 2. С. 129—147.

Алимухамедова С. Об особенностях строения семянок полыней // Узб. биол. журн. 1969. № 1. С. 40—43.

Бородин И. П. Курс анатомии растений. М.; Л., 1938. 210 с.

Конычева В. И., Бутник А. А. Формирование покрова семянок полыней // Узб. биол. журн. 1968. № 4. С. 31—34.

Коробков А. А. Полыни Северо-Востока СССР. Л., 1981. 120 с.

Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 977—987.

Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400—1408.

Яковлева О. В. Классификация и распределение слизевых клеток в растениях разного систематического положения / Общебиологические аспекты филогении растений. Тез. докл. 8-го Московск. совещ. по филогении растений. 1991. С. 119—121.

Яковлева О. В. Ультраструктура слизевых клеток эпидермы листьев *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 52—58.
Яковлева О. В. Слизевые клетки репродуктивных органов двудольных растений // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. 2—6 июня 1997 г. СПб., 1997. С. 150—151.
Яковлева О. В., Быкова О. П. Ультраструктурная характеристика слизи слизевых клеток некоторых видов рода *Alcea* L. // Растительные ресурсы. 2000а. Т. 36. Вып. 3. С. 1—8.
Яковлева О. В., Быкова О. П., Колалите М. Р. Ультраструктура слизи в слизевых клетках представителей порядка *Malvales* // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 7. С. 108—118.
Bunge A. Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und den Steppen Central Asiens // Memor. savants etrangers. 1851. Vol. 7. P. 177—536.
Maximowich C. J. Diagnoses plantarum novarum Japoniae et Mandschuriae // Bul. Acad. Sci. Pétersb. 1872. Vol. 7. P. 427—440.
Ouyahya A. Etude anatomique preliminare des akenes de quelques *Artemisia dans* le basin mediterraneen occidental // Comp. Newsl. 1995. N 26. P. 40—48.
Ouyahya A., Viano J. Etude au meb du test des akenes du genera *Artemisia* // Bol. Soc. brot. 1990. Vol. 63. P. 99—113.
Stoermer E. E., Pankratz H. S., Bowen C. C. Fine structure of the diatom *Amphipleurea pellicida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. P. 1067—1078.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 645 p.

SUMMARY

The structure of mucilage containing cells in the achene pericarp of some *Artemisia* species was studied with a transmission electron microscope. Several types of the mucilage containing cells are found in the exocarp. The most essential differences are revealed in the cell contents. Some contain silica compounds in the mucilage, others contain cellulose lamellae often arranged in piles. On transverse and longitudinal sections the mucilage containing cells differ from the main exocarp cells by swollen electron-transparent outer cell walls with no silica compounds. The cells with cellulose lamellae are arranged in complexes. Such complexes in different *Artemisia* species contain the species-specific number of such cells encased by a common mother cell wall. «Mucilisation» or «non-mucilisation» of the outer cell walls is found to be caused by 3 factors: (1) lack of a hardening substance (silica), (2) absence or presence of cuticle on the outer cell walls and (3) a character of the cell contents.

УДК 581.154:581.16:581.3

© О. Н. Воронова, И. И. Шамров, Т. Б. Батыгина

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЯЗАЧАТКА *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

O. N. VORONOVA, I. I. SHAMROV, T. B. BATYGINA. OVULE MORPHOGENESIS IN *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 2344512
E-mail: batygina@tbl390.spb.edu
Поступила 15.01.2002

Проведено сравнительное структурно-гистохимическое исследование мутантов кукурузы *pam1*, *mac1* и сорта «Белая ночь». У *Zea mays* единственный семязачаток в завязи развивается на базальной плаценте. Примордий семязачатка образуется за счет периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты. Семязачаток ортокампилотропный, битегмальный, без фуникулуса (формируется плаценто-халаза). В нуцеллусе дифференцируется постамент, подиум и нуцеллярный колпачок; в ряде случаев в семязачатках у мутантов отделяются париетальные клетки либо формируется париетальная ткань. Гипостаза инициируется в основании нуцеллуса и интегументов на границе с халазой. Интегументы, имеющие эпидермальное происхождение, возникают из единой инициальной зоны, и их дифференциация разделена во времени. Рассмотрены особенности мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка у *pam1* и *mac1*. Исследована динамика накопления пластических веществ: белков и полисахаридов.

Ключевые слова: мегаспорогенез, гаметогенез, семязачаток, белки, полисахариды, *Poaceae*, *Zea mays*, *mac1*, *pam1*.

Исследования по организации семязачатка и семени и выяснению биологического значения множества дублирующихся однотипных структур (археспориальных, спорогенных клеток, тетрад мегаспор, зародышевых мешков) являются актуальными в репродуктивной биологии, особенно при решении практических задач — создании генетико-селекционных программ и разработке биотехнологий (Батыгина, 1994). Известно, что клетки растения характеризуются тотипотентностью, время и степень проявления которой различны. Для изучения морфогенетических потенций семязачатка удобной экспериментальной моделью являются мутантные растения.

Кукуруза — один из хорошо изученных генетических объектов, для которой описано огромное количество мутаций и составлены генетические карты хромосом. Детальный генетический анализ позволил установить характер наследования различных мутаций и выявить гены, детерминирующие развитие (Clark, Sheridan, 1991; Cordts et al., 1998, и др.).

В настоящее время получены разнообразные мутации, касающиеся развития репродуктивных структур кукурузы. Особого внимания заслуживают такие, как *mac1* (*multiple archesporial cells*) и *pam1* (*plural abnormalities of meiosis*). Рецессивная моногенная мутация *mac1*, фенотипически проявляющаяся в недоразвитии пыльников, характеризуется отклонениями и в заложении женских генеративных структур (Golubovskaya et al., 1993; Sheridan et al., 1996). У рецессивной моногенной мутации *pam1* в мейоз вступает множество многоядерных микро- и мегаспороцитов. Мегаспороциты демонстрируют разнообразные аномалии мейоза, который останавливается на стадии профазы I (Голубовская, Машненков, 1977; Машненков, Голубовская, 1980). Высказано предположение, что ген *pam1* блокирует цитокенез

спорогенных клеток в клеточных циклах, предшествующих мейозу (Голубовская и др., 1994).

Однако данные по эмбриологии мутантов *pam1* и *mac1* оставались фрагментарными. Поэтому были проведены подробные исследования ранних этапов развития репродуктивных структур у этих мутантов с тем, чтобы дать более полную структурную и функциональную характеристику развивающегося семязачатка. При исследовании был использован системный комплексный подход (Батыгина, Васильева, 1983).

Материал и методика

Материалом послужили зафиксированные початки кукурузы мутантных растений *pam1*, *mac1* и сорта «Белая ночь». Семена кукурузы сорта «Белая ночь» были любезно предоставлены Г. В. Матвеевой (Всероссийский институт растениеводства (ВИР)). Семена мутантов *pam1* и початки *mac1* (зафиксированные) были любезно предоставлены проф. И. Н. Голубовской (ВИР).

Растения кукурузы сорта «Белая ночь» и мутанта *pam1* выращивались в Гатчинском р-не Ленинградской обл. в течение 1996—1998 гг. В середине мая семена замачивались в воде и выдерживались в течение суток при 20—25 °С, затем высаживались в торфяные горшочки. Рассада выращивалась при 18—20 °С на протяжении 2 недель, в начале июня растения, вместе с горшочками, пересаживались в поле.

Темпоральные фиксации початков мутанта *pam1* и «Белой ночи» проводили начиная с 52—53 дня с момента появления всходов (первая половина июля). В качестве фиксатора использовался FAA, хранился материал в 70-градусном этиловом спирте. Постоянные препараты изготавливались по стандартной методике (Прозина, 1960). Толщина срезов составляла от 5 до 15 мкм. Для окраски были использованы следующие реактивы: Шифф по Фельгину с подкрашиванием алциановым синим, сафранин с алциановым синим или лихт-грюном, генциан-виолет по Ньютону с оранжем «G» в гвоздичном масле, а также окраска гематоксилином по Гайденгайну с подкрашиванием алциановым синим (модифицированная (Жинкина, Воронова, 2000)). Для исследования динамики пластических веществ были проведены гистохимические реакции: ШИК-реакция на полисахариды (Jensen, 1963) и окраска проционовыми красителями (Иванов, Литинская, 1967) для одновременного выявления белков и углеводов.

Светомикроскопическое исследование проводилось на микроскопе «Amplival», микрофотографирование — на специализированном микроскопе «NF-Zeiss». Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Результаты и обсуждение

Для обоих мутантов и сорта «Белая ночь» были выявлены сходные пути формирования структур завязи и семязачатка.

Женские соцветия закладываются на 40—45-й день после появления всходов. Цветки в початке развиваются в акропетальной последовательности. Початки формируются как верхушечные соцветия боковых побегов, закладывающихся в пазухах листьев почти всех ярусов, как на главном, так и на побегах второго и третьего порядков. Зрелости достигают 1—2 верхних початка. Семязачаток закладывается примерно на 50-й день от появления всходов почти в основании завязи.

Завязь верхняя, сидячая, одногнездная, с одним семязачатком. Столбик очень длинный, нитевидный с двулопастным рыльцем. Плацентация базальная. В основании завязи формируется сложный проводящий пучок, который разветвляется на несколько простых, образующих систему анастомозов и доходящих почти до вершины завязи; 2 проводящих пучка входят в столбик.

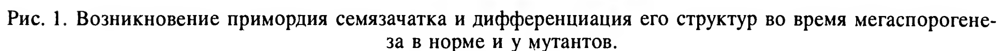


Рис. 1. Возникновение примордия семязачатка и дифференциация его структур во время мегаспорогенеза в норме и у мутантов.

1, *5*, *8*, *11* — последовательные стадии развития завязи и семязачатка (схемы); *2*, *3* — заложение инициальных клеток в субэпидермальном слое примордия семязачатка; *4* — выделение археспориальных клеток и инициального слоя гипостазы, начало дифференциации внутреннего интегумента с дорзальной стороны семязачатка; *6*, *7* — формирование спорогенных, париетальных клеток и мегаспороцитов и заложение наружного интегумента (с дорзальной стороны семязачатка последний более развит); *9* — формирование средних слоев интегументов за счет периклинальных делений клеток эпидермы; *10* — формирование второго слоя гипостазы за счет периклинальных делений клеток; *12* — начало формирования нуцеллярного колпачка; *13* — первое деление мейоза в мегаспороците; *14* — диада клеток; *15* — Т-образная тетрада мегаспор. *ак* — археспориальные клетки, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *д* — диада клеток, *иви* — инициаль внутреннего интегумента, *ик* — инициальные клетки, *ини* — инициаль наружного интегумента, *мц* — мегаспороцит, *ни* — наружный интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок, *пк* — париетальная клетка, *ск* — спорогенные клетки, *т* — тетрада мегаспор, *тк* — таблитчатые клетки. Масштабная линейка: *1*, *5*, *8*, *11* — 0.05 мм; *2*—*4*, *6*, *7*, *9*, *10*, *12*—*15* — 0.01 мм.

Края плодолистика не срастаются. На самых ранних стадиях своего развития они начинают смыкаться, образуя со стороны изгиба семязачатка своеобразный «канал столбика» (Guignard, 1901), находящийся вблизи основания столбика. Края канала постепенно сближаются и после оплодотворения, как правило, становятся уже неразличимыми (рис. 1, *5*, *8*; 2, *6*).

Формирование примордия семязачатка происходит за счет деления клеток субэпидермального слоя плаценты. Эти клетки и их производные делятся на первых этапах периклинально, что приводит к увеличению размеров семязачатка в высоту, затем начинаются и антиклинальные деления. Эпидермальные клетки примордия семязачатка на ранних стадиях развития довольно крупные.

В формирующемся семязачатке клетки субэпидермального слоя, смежные с археспориальными клетками, становятся инициалями латеральной области нуцеллуса, верхняя клетка осевого ряда преобразуется в инициаль базальной области нуцеллуса, а следующая за ней клетка осевого ряда — в инициаль центральной области гипостазы. Увеличение размеров нуцеллуса идет в основном за счет делений клеток латеральной области. Апикальная область, представляющая собой париетальную ткань, формируется в редких случаях.

Начало дифференциации структур семязачатка (нуцеллуса и внутреннего интегумента) по времени приблизительно совпадает с первыми этапами формирования археспориальных клеток (рис. 1, *3*, *4*).

Семязачаток у кукурузы изгибается в процессе развития (рис. 1, *1—12*, *14*; 2, *1*, *2*, *6*; 3, *1*, *3*). Поворот его связан с односторонним разрастанием нуцеллуса и интегументов, следовательно, на момент оплодотворения семязачаток становится орто-кампилотропным (по классификации Bocquet, 1959), а не гемитропным (Яшвили, 1962), амфианатропным (Cooper, 1937), семианатропным (Guignard, 1901; Randolf, 1936; Lammeren, 1986) или анатропным (Weatherwax, 1955; Коробова, 1961, 1982). Таким образом, мы склоняемся к точке зрения, поддерживаемой большинством авторов (True, 1893; Александров и др., 1944; Паламарчук, 1960а, б, и др.), характеризующих семязачаток как кампилотропный.

Односторонний рост семязачатка продолжается и после оплодотворения, что приводит к асимметричному расположению зародыша в семени. Вследствие изгиба нуцеллуса микропиле приближается к плаценте и располагается почти на одном уровне с халазой (рис. 3, *1*, *3*).

Особенностью строения семязачатка является отсутствие фуникулуса, что приводит к формированию плаценто-халазы (Александров и др., 1944).

Гипостаза дифференцируется как пограничная ткань между нуцеллусом, халазой и интегументами. Она закладывается в виде своеобразного диска и состоит сначала из одного ряда крупных густоплазменных клеток почти изодиаметрической формы с большим ядром (рис. 1, *4*). За счет периклинальных делений в ней начинает формироваться второй слой (рис. 1, *10*, *12*). Клетки принимают уплощенную форму и располагаются в основном попарно. В дальнейшем, соотносительно с ростом семязачатка, происходят преимущественно антиклинальные деления клеток гипостазы, что приводит к увеличению ее массивности (рис. 2, *2*; 3, *4*, *5*).

Под каждой археспориальной клеткой вдоль полярной оси нуцеллуса формируется ряд (или несколько рядов) таблитчатых клеток, имеющих правильную, уплощенную в микропилярно-халазальном направлении, форму (рис. 1, *10*), что согласуется с данными других авторов (Коробова, 1961, 1982, и др.). Ко времени формирования зародышевого мешка таблитчатые клетки слегка вытягиваются и ряды (их несколько) изгибаются, следуя за общим поворотом семязачатка. Радиальные стенки таблитчатых клеток утолщаются (рис. 2, 2).

В дальнейшем из большей части этих клеток, а именно из примыкающих непосредственно к спорогенным и гаметофитным структурам и расположенных в средней части семязачатка, формируется своеобразная структура в виде колонки клеток с утолщенными радиальными стенками — **постамент** (рис. 2, *6*; 3, *1*, *3*).

В виде темной мелкоклеточной ткани в нижней части нуцеллуса, над гипостазой, выделяется **подиум**. Латеральные части подиума образуются за счет делений клеток

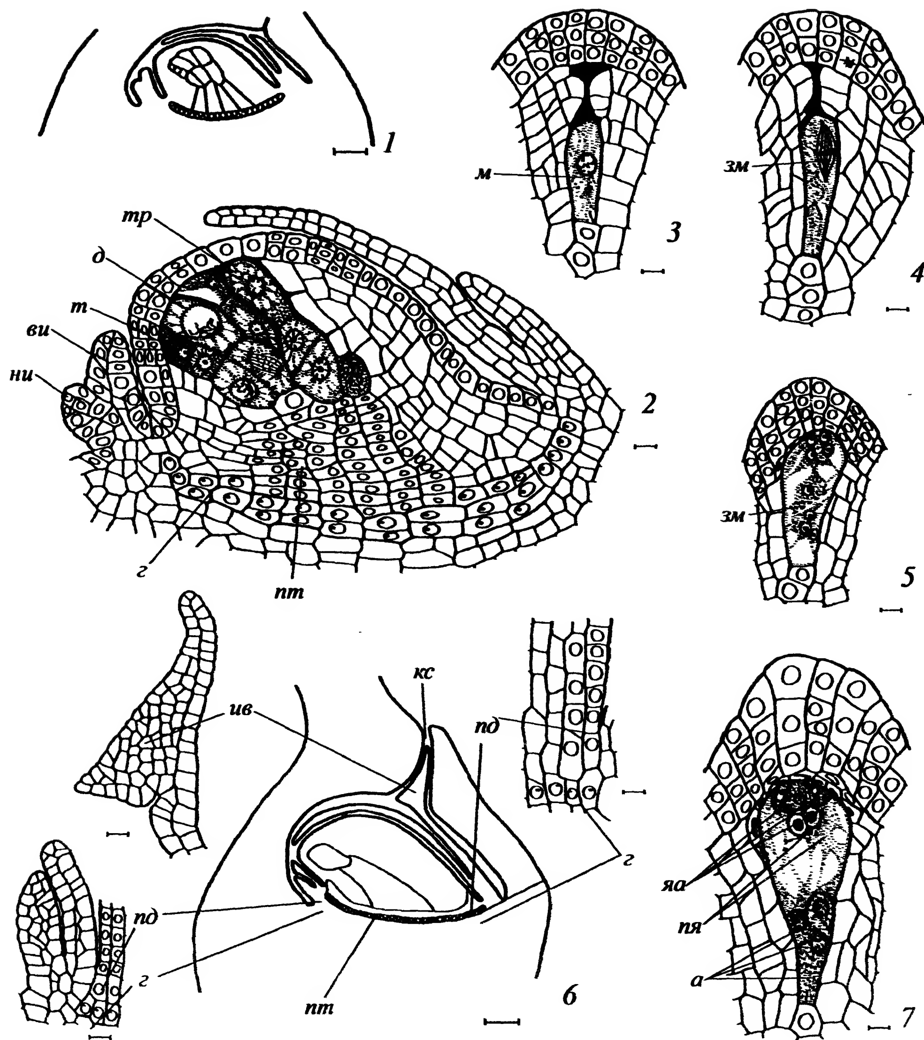


Рис. 2. Дальнейшее развитие структур семязачатка и формирование зародышевого мешка.

1 — схема завязи и семязачатка; *2* — асинхронность развития спорогенных структур у мутанта *mac1*, видны диада с делением в халазальной клетке, тетрада и триада мегаспор; *3* — халазальная мегаспора; *4* — первое митотическое деление в зародышевом мешке; *5* — 8-я ядерный зародышевый мешок, начало заложения клеточных перегородок; *6* — завязь и семязачаток на стадии сформированного зародышевого мешка, более детально показано строение некоторых структур: интегументальный вырост в апикальной части наружного интегумента, начало формирования подиума из клеток эпидермы и субэпидермы нуцеллуса; *7* — сформированный зародышевый мешок (8-ядерный, 7-клеточный, биполярный).*а* — антиподы, *зм* — зародышевый мешок, *ив* — интегументальный вырост, *кс* — канал столбика; *пд* — подиум, *пт* — постамент, *пя* — полярные ядра, *тр* — триада мегаспор, *яа* — яйцевой аппарат. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1*, *6* — 0.05 мм; *2*—*5*, *7* — 0.01 мм.

эпидермы и субэпидермы нуцеллуса (рис. 2, *6*; 3, *5*), а базальная область подиума формируется из нижней, халазальной, части колонки таблитчатых клеток (рис. 3, *4*).

Подиум и гипостаза располагаются в основании семязачатка, в отличие от постамента, который вследствие неравномерного роста семязачатка разворачивается относительно своего первоначального расположения (рис. 2, *1*, *6*; 3, *1*, *6*).

Нуцеллус имеет асимметричное строение, он более массивный с дорзальной стороны. В ходе развития его клетки довольно сильно увеличиваются в размерах. Их рост продолжается вплоть до момента оплодотворения, когда появляются первые признаки деструкции. После оплодотворения начинается разрушение ткани нуцеллу-

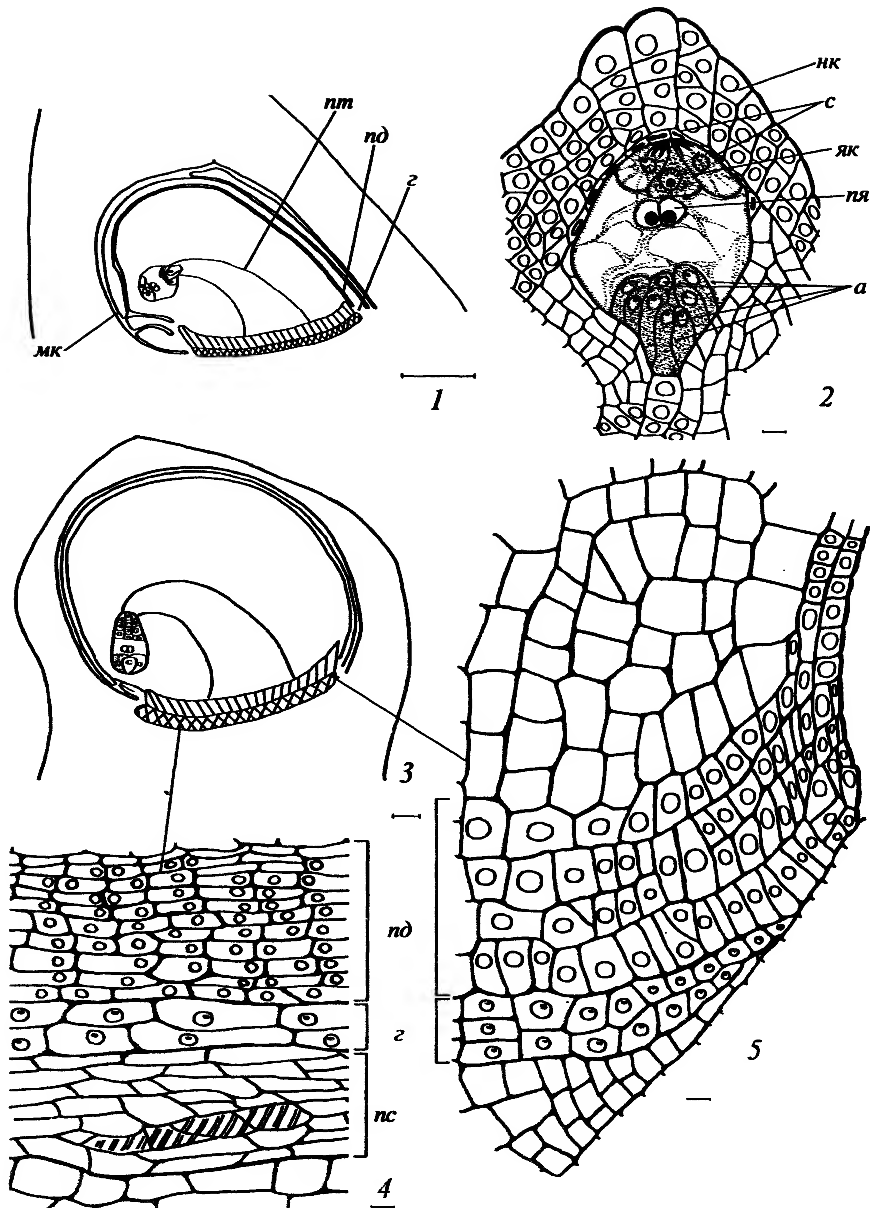


Рис. 3. Семязачаток перед опылением и в момент оплодотворения.

1 — схема строения семязачатка перед опылением; *2* — зрелый зародышевый мешок; *3* — схема строения семязачатка на момент оплодотворения; *4* — фрагмент средней части семязачатка; *5* — фрагмент латеральной части семязачатка. *пс* — проводящая система, *с* — синергида, *як* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *1*, *3* — 0.2 мм; *2*, *4*, *5* — 0.01 мм.

са: клетки сильно увеличиваются в размерах, в клеточных стенках появляются разрывы, границы между отдельными клетками становятся плохо различимыми, что приводит к образованию своеобразных клеточных полостей, иногда двуядерных.

По развитию и строению нуцеллуса семязачаток относится к псевдокрассинуцеллятному типу (по классификации Davis, 1966) или медионуцеллятному типу (по классификации Шамрова, 1999).

Нуцеллярный колпачок формируется на стадии профазы I мегаспороцитов из клеток эпидермы апикальной части нуцеллуса за счет периклинальных делений, которые захватывают сначала латеральные области, затем распространяются и к центру (рис. 1, *12*). Нуцеллярный колпачок хорошо выражен у «Белой ночи» и у обоих мутантов (Voronova, Batygina, 1997; Батыгина, Воронова, 1999; Воронова, 1999). Мы не можем согласиться с мнением Л. И. Абрамовой с соавт. (2002) об отсутствии нуцеллярного колпачка у *mac1*-мутантов. Кроме того, и на приведенной в их статье фотографии над зародышевым мешком можно проследить 3—4 слоя клеток нуцеллярного колпачка. На стадии мейоза нуцеллярный колпачок состоит у *mac1*-мутанта из 1—2 слоев клеток в центре и 2—3 слоев в латеральных областях, у *pam1*-мутанта и растений «Белая ночь» — из 2—3 слоев. На стадии зрелого зародышевого мешка число слоев нуцеллярного колпачка может достигать 4—6, его клетки имеют довольно правильную, слегка уплощенную форму, ядра их крупные, обычно с ядрышками, стенки клеток в основном радиальные, утолщены (рис. 3, *2*). Нуцеллярный колпачок сохраняется и после оплодотворения.

Более мощное развитие нуцеллярного колпачка и формирование в некоторых случаях париетальной ткани отмечалось у *pam1*-мутанта.

Для кукурузы свойствен битегмальный семязачаток. **Интегументы** возникают последовательно в виде валиков, окружающих нуцеллус. Возникновение интегументов в апикальной части примордия семязачатка и формирование довольно обширной халазальной области в основании наружного интегумента свидетельствуют о том, что у кукурузы семязачаток является пахихалазальным (по классификации Periasamy, 1962) или экзопахихалазальным (по классификации Шамрова, 1999).

Сначала дифференцируется внутренний, а затем наружный интегумент. Интегументы имеют эпидермальное происхождение. Клетки эпидермы латеральной области семязачатка делятся периклинально, формируя бугорок, состоящий, как правило, из 4 клеток изодиаметрической формы, расположенных в виде квадрата (рис. 1, *4*, *6*). В дальнейшем эти клетки претерпевают еще несколько делений. Наружный интегумент формируется аналогичным образом. Инициаль наружного интегумента располагается рядом с инициалью внутреннего интегумента, но несколько запаздывает по темпу развития (рис. 1, *7*, *9*, *10*, *12*). Таким образом, наружный и внутренний интегументы имеют общее основание и возникают на базе единых инициалей, функционирование которых разделено во времени.

В начале своего развития интегументы двуслойные. Увеличение числа слоев происходит за счет периклинальных делений клеток наружной эпидермы (рис. 1, *9*, *12*, *14*). Таким образом, средний слой является производным эпидермальных клеток семязачатка.

Особенно массивной оказывается та часть интегумента, которая граничит с «каналом столбика» и частично заходит в него, формируя вырост толщиной до 6—8 слоев клеток (рис. 2, *6*). Этот своеобразный интегументальный вырост может образовываться как наружным, так и внутренним интегументом (в тех случаях, когда наружный интегумент по длине не достигает «канала столбика» (рис. 4, *7*)). В обоих случаях наружный интегумент с дорзальной стороны оказывался значительно короче внутреннего и не принимал участия в формировании микропиле.

Формирование интегументального выроста, заходящего в канал столбика, уже ранее описывалось неоднократно, но остается спорным вопрос, чем образован этот вырост. Некоторые авторы (Паламарчук, 1960а, б) считают, что вырост образуется внутренним интегументом; хотя другие (Weatherwax, 1955) полагают, что эта своеобразная структура формируется наружным интегументом, из-за чего он становится короче внутреннего и не подходит к микропиле.

На поперечном срезе семязачатка на момент опыления, с дорзальной его стороны, интегументы имеют вид узких и довольно длинных полос: наружный состоит из 2—4 слоев клеток (в области выроста из 6—8), внутренний — из 2—3 слоев. С вентральной стороны оба интегумента имеют на поперечном срезе листообразную форму и включают от 3 до 5 слоев клеток.

Наружный интегумент всегда короче внутреннего. Оба интегумента растут неравномерно, более интенсивно с дорзальной стороны, и поворачиваются вслед за общим изгибом семязачатка, оставаясь относительно его апикальной части приблизительно на одном уровне. Ко времени формирования зрелого зародышевого мешка клетки эпидермиса в апикальной части внутреннего интегумента увеличиваются в размерах, главным образом в радиальном направлении, что приводит к формированию оперкулума.

Формирование таких структур, как гипостаза, подиум и постамент (в понимании Батыгиной, Шамрова, 1994) для кукурузы ранее не описывалось. Развитие гипостазы, постамента и базальной части подиума у кукурузы идет практически сходно с такими представителями цветковых, как *Trapa natans* (*Trapaceae*) (Titova et al., 1997), *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*), *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*), *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) (Шамров, 1997а, б, 1998). Есть некоторые различия в заложении латеральных областей подиума — у кукурузы, так же как у *Trapa natans*, они формируются путем периклинальных делений клеток эпидермы и субэпидермы халазальной области нуцеллуса, в отличие от остальных видов, где в заложении латеральных частей подиума принимают участие только клетки субэпидермы.

Формирование археспориальных клеток, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

Примерно на 52-й день после появления всходов в субэпидермальном слое апикальной части примордия семязачатка начинает выделяться группа клеток — своеобразный комплекс инициальных клеток (рис. 1, *2*, *3*). Число этих клеток может варьировать от 4—5 у растений сорта «Белая ночь» и *pam1*-мутантов до 10—15 у *mac1*-мутантов. Они выделяются среди окружающих соматических клеток более крупным ядром и светлой цитоплазмой.

Часть инициальных клеток, расположенных в центре комплекса, начинает дифференцироваться, как археспориальные клетки, — они удлиняются, их ядра увеличиваются (рис. 1, *4*). Для *pam1* и нормы наблюдалось формирование в среднем 1—4 археспориальных клеток, для *mac1* это число было крайне нестабильным — от 2—5 до 10—15 клеток.

У обоих мутантов и нормы в целом отмечается сходный путь мегаспорогенеза: идет заложение археспориальной клетки, которая становится мегаспороцитом. Такой путь формирования мегаспороцита обычно характерен для кукурузы (Cooper, 1937; Чеботарь, 1960, 1972; Коробова, 1961, 1982; Устинова, 1962а; Huang, Sheridan, 1994; и др.).

У мутантов в отдельных случаях наблюдалось отделение париетальных клеток (рис. 1, *6*), а для *pam1* отмечалось формирование париетальной ткани. Для *mac1* ранее уже отмечались случаи формирования париетальных клеток, но как таковой париетальной ткани не формировалось (Sheridan et al., 1996). Отдельные париетальные клетки обнаруживались лишь на ранних стадиях развития (до мейоза).

Некоторые авторы (Weatherwax, 1919; Паламарчук, 1960а, б) наблюдали формирование париетальных клеток у кукурузы. Возможно, некоторые линии, так же как мутанты, имеют склонность к формированию париетальных клеток.

Следует отметить, что формирование париетальных клеток наблюдалось только в тех семязачатках, где закладывалось несколько археспориальных клеток. Вероятно, может иметь место и равное деление археспориальных клеток, что приводит к образованию двух равных спорогенных клеток (рис. 1, *6*, *12*). В дальнейшем эти клетки участвуют в образовании латеральной части нуцеллуса. Они формируют своеобразную «обкладку» центрального мегаспороцита — ровные ряды клеток прямоугольной формы, почти равных по размеру.

Для *pam1* отмечались случаи формирования многоядерных мегаспороцитов, возможно из-за нарушения цитокинеза при отделении париетальных клеток.

У нормы и *pam1* в мегаспороцит, как правило, преобразовывалась одна археспориальная клетка, занимающая центральное положение, у *mac1* число таких клеток могло быть значительно больше — до 6—8.

При отсутствии дифференцирующего деления археспориальная клетка непосредственно дифференцируется в мегаспороцит. Молодые мегаспороциты растут, сильно увеличиваются в длину и принимают характерную вытянутую форму со слегка суженным базальным концом.

Мейоз у «Белой ночи», *mac1* и в некоторых семязачатках *pam1* проходил нормально.

В зрелом мегаспороците ядро обычно располагается ближе к апикальному концу, что приводит к асимметричному делению. Микропилярная клетка оказывается меньше халазальной (рис. 1, *13*, *14*), обычно и II деление мейоза в ней начинается позже. В результате микропилярная клетка начинает дегенерировать раньше, чем в ней заканчивается II деление мейоза. Таким образом, наблюдалось формирование не только тетрад, но и триад, что отмечалось для кукурузы ранее (Чеботарь, 1972). Для обоих мутантов и «Белой ночи» отмечалась возможность формирования и триад, и тетрад мегаспор (рис. 1, *15*; рис. 2, *2*) — линейных или Т-образных (Батыгина, Воронова, 1999).

У *mac1* мегаспороциты проходят мейоз асинхронно. В дальнейшем мегаспоры вступают в митоз также неодновременно. Таким образом, в одном семязачатке могут наблюдаться различные стадии мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка (рис. 2, *2*).

В большей части семязачатков *pam1* мегаспороциты не проходят мейоз и останавливаются на стадии профазы I деления мейоза, а позднее ядра их довольно значительно увеличиваются в размере, достигая 1/3 части от размеров самой клетки, а затем распадаются на отдельные хроматиновые глыбки. Мегаспороцит деформируется, сминается окружающими тканями, в итоге дегенерирует. Несмотря на то что развитие мегаспороцита останавливается на стадии профазы, остальные структуры семязачатка продолжают свое развитие. Идет нормальное заложение интегументов, таблитчатых клеток и клеток гипостазы, формируется нуцеллярный колпачок, оперкулум, начинают выделяться клетки подиума и постамента. Даже после гибели мегаспороцита некоторое время продолжается развитие окружающих структур семязачатка и завязи. У таблитчатых клеток, прежде всего у примыкающих к халазальному концу мегаспороцитов, оболочки (особенно радиальные стенки клеток) утолщаются и интенсивно окрашиваются алциановым синим. Формирование подобных утолщений способствует, по-видимому, канализированному поступлению веществ, которое не прекращается, несмотря на остановку в развитии мегаспороцита или даже его гибель.

У растений сорта «Белая ночь» и обоих мутантов (у *pam1*, если мейоз прошел нормально) зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу (рис. 2, *3*, *4*, *5*, *7*), который характерен для кукурузы в целом (Weatherwax, 1955; Паламарчук, 1960; Коробова, 1982, и др.), а у *mac1*-мутантов часть дополнительных зародышевых мешков может быть апоспорического или диплоспорического происхождения.

Дегенерирующие микропилярные мегаспоры сдавливаются клетками нуцеллуса и в виде темных сгустков прослеживаются над микропилярной частью формирующегося зародышевого мешка (рис. 2, *3*, *4*). Позднее подвергаются деструкции и клетки нуцеллуса, расположенные вокруг него.

У *mac1*-мутанта отмечалось несколько 2- и 4-ядерных зародышевых мешков (3—5), располагающихся преимущественно в халазальной части семязачатка. Возможно, что некоторые зародышевые мешки развиваются из сестринских халазальных мегаспор, или же часть дополнительных зародышевых мешков развивается из латеральных клеток халазальной части спорогенного комплекса (производные инициальных клеток, не преобразовавшихся в археспориальные). Поскольку формирование тетрад отмечается только в микропилярной части нуцеллуса и располагаются они обычно непосредственно под нуцеллярным колпачком, можно предположить, что зародышевые мешки, расположенные в латеральных областях нуцеллуса и смещенные

к халазальной части, были сформированы без мейотического деления, т. е. являются апоспорическими.

Зрелый зародышевый мешок состоит из яйцевого аппарата, центральной клетки с двумя полярными ядрами и антиподального комплекса (рис. 3, *2*). У *mac1*-мутанта он имеет яйцевидно-удлиненную, а у *pam1* и «Белой ночи» — грушевидную форму, обращенную широким концом в сторону микропиле. Яйцевой аппарат занимает 1/3 микропилярной части зародышевого мешка и состоит из яйцеклетки и двух синергид. Яйцеклетка довольно крупная, сильно вакуолизированная с ядром в центре, вокруг которого накапливается большое количество пластид. В ядре яйцеклетки обычно хорошо просматривается темное ядрышко и хроматиновые нити, благодаря чему оно лучше заметно, чем ядра синергид, хотя несколько меньше их по размеру. Синергиды имеют грушевидную форму с более крупными, но слабо окрашенными ядрами. У синергид отмечается хорошо выраженный «нитчатый аппарат». Полярные ядра располагаются в микропилярной части центральной клетки зародышевого мешка, до оплодотворения не сливаются, а лишь очень плотно прилегают друг к другу. Они отличаются от остальных ядер зародышевого мешка своими огромными размерами, в них четко выделяются большие ядрышки, в которых можно отметить светлые вакуольки и более темные глыбки. Антиподы имеют папиллообразную или булавовидную форму и содержат мелкие ядра и плотную цитоплазму. Первоначально закладывается три антиподальные клетки, но вскоре после образования они начинают делиться. Цитокинез часто проходит с нарушениями, что приводит к формированию 2-ядерных, а иногда даже 3-ядерных клеток. Число антипод перед оплодотворением может достигать 15—20 клеток, они располагаются довольно плотной группой в халазальном конце зародышевого мешка.

У *mac1*-мутанта вскоре после опыления происходит уменьшение числа зародышевых мешков. В первую очередь дегенерируют зародышевые мешки, находящиеся на ранних стадиях развития. Через 40—48 ч после опыления ясно различимы в среднем 2—3 зародышевых мешка. Граница между антиподальными комплексами соседних зародышевых мешков может быть нечеткой.

Примерно через сутки после опыления начинается слияние спермиев с яйцеклеткой и центральной клеткой, где ядро спермия, располагаясь между полярными ядрами, сливается сначала с одним, а затем и вторым полярным ядром, что характерно для кукурузы (Коробова, 1961, 1962, и др.).

После оплодотворения первым приступает к делению первичное ядро эндосперма. При этом образовавшиеся ядра сначала не сопровождаются образованием клеточных перегородок. Таким образом, у кукурузы эндосперм развивается по нуклеарному типу. Ранние стадии развития эндосперма (4—8-ядерные) наблюдались в нескольких зародышевых мешках в пределах одного семязачатка. Это свидетельствует о том, что все созревшие на момент опыления зародышевые мешки потенциально могут быть оплодотворены.

Динамика аккумуляции пластических веществ в тканях семязачатка и завязи

Сравнительное исследование динамики накопления и потребления белков и полисахаридов в семязачатке кукурузы у мутантов *mac1*, *pam1* и у растений сорта «Белая ночь» выявило сходство в пространственно-временнóй координации распределения пластических веществ.

Белки

У обоих мутантов и нормы к моменту формирования структур семязачатка белки накапливаются в основании завязи. Далее небольшое количество белков обнаруживается сначала в апикальной части развивающихся интегументов на расстоянии 3—4

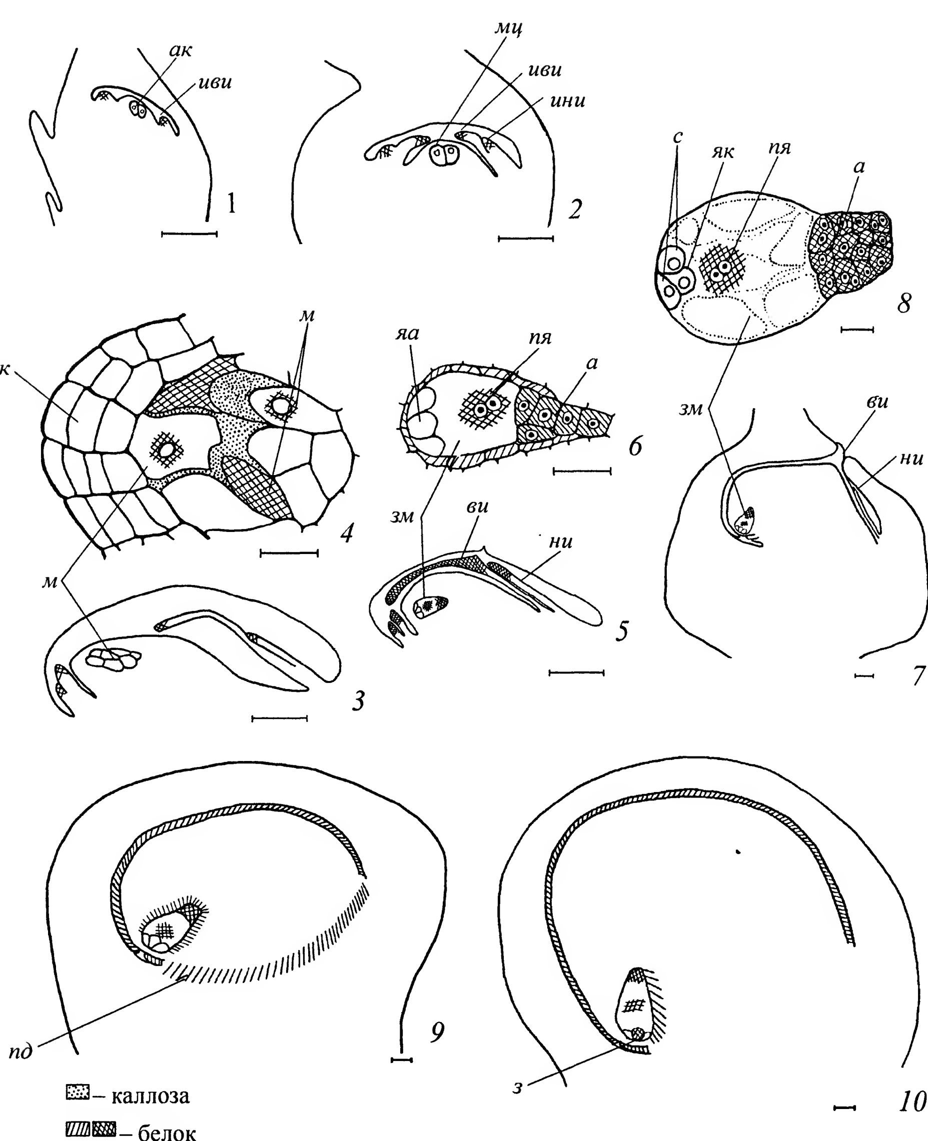


Рис. 4. Динамика накопления и утилизации белка в завязи и семязачатке кукурузы.

1 — дифференциация археспориальных клеток, заложение внутреннего интегумента; *2* — формирование мегаспороцитов, заложение наружного интегумента; *3, 4* — мегаспорогенез и начало гаметогенеза (на примере *mac1*), показаны толстые каллозные оболочки мегаспор; *5, 6* — семязачаток со сформированным зародышевым мешком; *7, 8* — семязачаток со зрелым зародышевым мешком; *9* — семязачаток на момент оплодотворения; *10* — семязачаток через сутки после оплодотворения. *з* — зигота. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *1—3, 5, 7, 9, 10* — 0.1 мм; *4, 6, 8* — 0.02 мм.

клеток от верхушки, а затем распространяется вдоль, доходя до средней части интегументов (рис. 4, *1, 2, 3, 5*). Семязачаток в целом дает слабую окраску на белки. У *mac1* и нормы к началу гаметогенеза интенсивное окрашивание на белки дают разрушающиеся мегаспоры. Небольшой уровень белков отмечается в цитоплазме вокруг ядра у функционирующих мегаспор, а затем и у 2-ядерных зародышевых мешков (рис. 4, *4*). У *pam1* отмечается небольшое количество белков в цитоплазме мегаспороцита.

На стадии сформированного зародышевого мешка у *mac1*-мутантов и нормы низкий уровень содержания белков отмечается от средней части до верхушки

внутреннего интегумента с дорзальной стороны, а также небольшое количество наблюдается в апикальных частях наружного интегумента и вентральной части внутреннего интегумента (рис. 4, *5*). В зародышевом мешке небольшое количество белков отмечается в цитоплазме центральной клетки, среднее — в цитоплазме антипод. На белки интенсивно окрашиваются ядрышки полярных ядер и антипод, а также разрушающиеся клетки вокруг зародышевых мешков (рис. 4, *6*).

В это же время у *pam1* начинается разрушение мегаспороцита, в цитоплазме которого отмечается средний уровень содержания белка.

К моменту оплодотворения белки в семязачатке *mac1*-мутантов и нормы отмечаются практически лишь в цитоплазме антипод и центральной клетки. Небольшое количество белков содержат разрушающиеся клетки нуцеллуса, расположенные вокруг зародышевых мешков (рис. 4, *7*, *8*).

После оплодотворения начинают разрушаться интегументы, в них отмечается высокий уровень содержания белков. В зародышевом мешке по-прежнему белки отмечаются в цитоплазме антипод и вокруг ядер эндосперма. Большое количество белков содержат дегенерирующие клетки, окружающие зародышевый мешок. Небольшое окрашивание на белки отмечается сначала в центральной части подиума, в области постамента, а затем и в латеральных областях подиума. Позднее в подиуме белки не отмечаются, но появляются в небольшом количестве в разрушающихся клетках постамента, под зародышевым мешком (рис. 4, *9*).

У *pam1*-мутантов, как правило, к этому времени мегаспороцит уже дегенерирует и начинается процесс деструкции завязи. Средний уровень содержания белков отмечается по всему семязачатку, большее их количество наблюдается в разрушающихся интегументах и стенке завязи.

Через сутки после оплодотворения в зародышевом мешке *mac1*-мутантов и нормы наибольший уровень содержания белков отмечается в цитоплазме первичной клетки эндосперма вокруг ядер и в самих ядрах (особенно в ядрышках). Значительное количество белков присутствует в зиготе, немного наблюдается и в цитоплазме антипод, которые к этому моменту становятся достаточно сильно вакуолизированными. Клетки, окружающие зародышевый мешок, и интегументы продолжают сжиматься, и в них отмечается значительный уровень содержания белков (рис. 4, *10*).

Полисахариды

При дифференциации конуса нарастания женского цветка происходит отложение вторичного крахмала в клетках верхушечной меристемы (Чеботарь, 1972). К моменту формирования семязачатка крахмал начинает накапливаться в основании и центральной части завязи.

К моменту дифференциации археспориальных клеток и заложения внутреннего интегумента в примордии семязачатка у обоих мутантов и нормы присутствует в небольшом количестве (5—6 зерен на срез клетки) в основном мелкий (транзиторный) крахмал. Он отмечается преимущественно в халазальной зоне семязачатка и верхней части интегументов. Накопление крахмала происходит в основании завязи, где крахмальные зерна довольно крупные, с несколькими образовательными центрами (запасной крахмал), количество их может достигать 10 зерен на срез клетки. Крахмальные зерна среднего размера (в количестве 10—15 на срез клетки), с одним образовательным центром, присутствуют в основании семязачатка, в стенке завязи и основании столбика. Клетка археспория не содержит развитых крахмальных зерен, что согласуется с данными других авторов (Чеботарь, 1972) (рис. 5, *1*).

В дальнейшем, на стадии профазы I в мегаспороцитах, когда инициируются наружный интегумент и нуцеллярный колпачок, крахмал присутствует главным образом в основании и средней части завязи (рис. 5, *2*). В мегаспороцитах крахмал локализуется в цитоплазме вокруг ядра (5—6 зерен) и в нижней части клетки (до 10 зерен) (рис. 5, *3*). В интегументах крахмал отсутствует, но их апикальные части

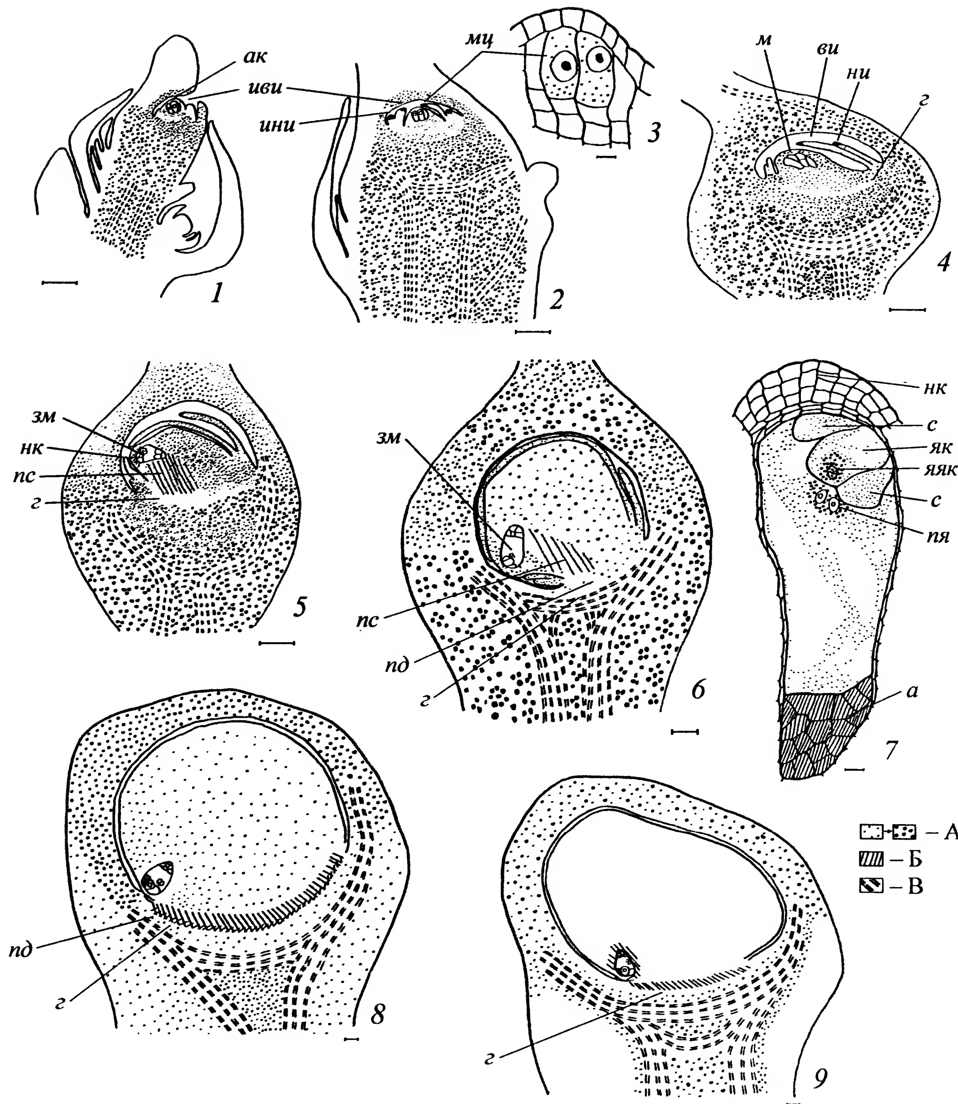


Рис. 5. Динамика накопления и утилизации полисахаридов в завязи и семязачатке кукурузы.

1 — формирование археспориальных клеток и заложение внутреннего интегумента; *2, 3* — формирование мегаспороцитов и заложение наружного интегумента; *4* — мегаспорогенез и начало гаметогенеза; *5* — семязачаток со сформированным зародышевым мешком; *6* — семязачаток со зрелым зародышевым мешком; *7* — зародышевый мешок перед оплодотворением; *8* — семязачаток на момент оплодотворения; *9* — семязачаток через сутки после оплодотворения. Обозначения те же, что и на рис. 1, 2. А — крахмал, Б — декстрины, В — проводящая система. Масштабная линейка: *1, 2, 4—6, 8, 9* — 0.1 мм; *3, 7* — 0.02 мм.

имеют слабую окраску на декстрины. В нуцеллярном колпачке обнаруживается от 2 до 5 мелких крахмальных зерен на клетку. В клетках гипостазы крахмал не обнаруживается (рис. 5, 2).

В ходе развития, вследствие неравномерного роста, семязачаток начинает изгибаться. У мутанта *mac1* и нормы на этом этапе развития в семязачатке уже обнаруживаются 2—4-ядерные зародышевые мешки. У мутанта *pam1* мегаспороцит к этой стадии развития семязачатка, как правило, уже дегенерирует. В то же время общее распределение крахмала в структурах семязачатка у мутанта *pam1* такое же, как у *mac1*-мутанта и нормы. Накопление крахмала идет по градиенту от основания завязи

к семязачатку. В основании завязи клетки заполнены сложными крупными зернами (до 10), в средней части завязи выявлены средние зерна с одним центром (10—12). Крупные крахмальные зерна наблюдаются и в клетках стенки завязи. В основании семязачатка с дорзальной стороны накапливается 10—12 зерен среднего размера на клетку, а на вентральной стороне крахмал мельче и зерен меньше (2—5). На ранних стадиях гаметогенеза у мутанта *mac1* и нормы крахмал в зародышевых мешках не обнаруживается, в некоторых отмечается слабая окраска цитоплазмы на декстрины. У зародышевых мешков и клеток, прилежащих к ним и расположенных под нуцеллярным колпачком, выявлены каллозные оболочки. В этих клетках отмечается присутствие декстринов, что, возможно, указывает на начинающуюся деструкцию клетки. Нуцеллярный колпачок 4—5-слойный, в его клетках обнаруживаются крахмальные зерна среднего размера (5—6). В интегументах крахмальные зерна мелкие, на декстрины окрашиваются верхние части интегументов с дорзальной стороны. В гипостазе крахмала нет (рис. 5, *4*).

У мутанта *pam1* мегаспороцит к этой стадии развития семязачатка, как правило, уже дегенерирует. В то же время общее распределение крахмала в структурах семязачатка у мутанта *pam1* такое же, как у *mac1*-мутанта и нормы.

На стадии сформированного зародышевого мешка у *mac1*-мутанта и нормы самые крупные крахмальные зерна (8—10) локализуются в клетках основания завязи, в месте разветвления проводящих путей и между пучками. В клетках средней части завязи находятся крупные и средние крахмальные зерна (до 6—7 крупных или 10 средних + 1—2 крупных или до 15 средних зерен). Крахмальные зерна среднего размера локализуются в области плаценто-халазы. В дорзальной части семязачатка наряду с зернами крахмала среднего размера обнаруживаются и мелкие крахмальные зерна, которые располагаются в интегументах, в микропилярной части семязачатка, вокруг зародышевого мешка, в апикальной области халазы, над гипостазой, в клетках нуцеллярного колпачка. В зародышевом мешке крахмала практически нет. В нуцеллярном колпачке мелкие крахмальные зерна выявляются в верхнем слое клеток, нижние (2—3 слоя) — лишены крахмала и окрашиваются на декстрины. В постаменте крахмала практически нет, но имеется высокое содержание декстринов, утолщаются клеточные стенки, главным образом радиальные (рис. 5, *5*).

Перед оплодотворением у *mac1*-мутантов и нормы очень много крахмала в базальной части семязачатка, в верхней части и в основании завязи — крупные зерна до 10 шт. на клетку. В интегументах крахмала больше в среднем слое, но есть и в эпидермальном. В микропилярной части семязачатка и в нуцеллярном колпачке (до уровня центральной клетки) обнаруживаются мелкие крахмальные зерна. Нуцеллярный колпачок начинает сминаться со стороны зародышевого мешка, число слоев сокращается с 5 до 3. В центральной клетке отмечается присутствие мелких крахмальных зерен, а антиподы дают окраску на декстрины. Вокруг базальной части зародышевого мешка крахмала нет. В клетках дорзальной части нуцеллуса встречаются крахмальные зерна среднего и мелкого размера, в халазальной и вентральной — в основном мелкие крахмальные зерна (до 15), но иногда еще 2—3 крупных на клетку. В клетках гипостазы есть мелкий (транзиторный) крахмал, располагающийся вокруг ядра. Клетки постамента частично разрушаются — слабая реакция на декстрины, в них немного мелких крахмальных зерен (рис. 5, *6*).

У *pam1*-мутанта, несмотря на дегенерацию мегаспороцита, крахмал продолжает аккумулироваться. Наибольшее его количество отмечается в основании семязачатка и в средней части завязи (до 15—17 крупных зерен), кроме того, начинает увеличиваться количество зерен крахмала в стенке завязи (до 10—15).

Перед оплодотворением крахмал аккумулируется в зародышевом мешке — вокруг ядра яйцеклетки и полярных ядер (в синергидах и антиподах — отсутствует) (рис. 5, *7*), что согласуется с данными, полученными другими авторами (Устинова, 1962б; Чеботарь, 1972; Коробова, 1982).

После оплодотворения в зародышевом мешке у *mac1*-мутантов и нормы идет накопление крахмала в первичной клетке эндосперма, а затем и в зиготе. Продолжа-

ется разрушение нуцеллярного колпачка. В нуцеллусе уже почти нет крахмала, немного остается в халазальной части (4—5 мелких зерен). Клетки гипостазы и подиума дают слабую окраску на декстрины, крахмальные зерна в них единичны. Оболочки клеток подиума интенсивно окрашиваются. Клетки постамента разрушаются и сминаются окружающими клетками. Клетки нуцеллуса очень крупные. В микропилярной области семязачатка почти весь крахмал исчезает. В базальной части семязачатка клетки опустошаются, число крахмальных зерен уменьшается до 4—5 на клетку. В основании интегументов отмечается небольшое количество крахмала. Уменьшается количество крахмала и в зоне разветвления проводящих пучков (до 5—6 зерен). В стенке завязи наблюдается 2—3 крупных крахмальных зерна или 5—6 средних (рис. 5, *8*).

Через сутки после оплодотворения очень крупные крахмальные зерна (до 50 шт.) окружают ядро зиготы и располагаются вокруг делящихся ядер эндосперма (до 40 зерен), в остальной цитоплазме первичной клетки эндосперма наблюдаются мелкие крахмальные зерна. Оболочки зародышевого мешка и близлежащих клеток интенсивно окрашиваются (неспецифическая реакция на полисахариды). В нуцеллусе, в области подиума, и в основании завязи отмечаются лишь единичные крахмальные зерна, практически весь крахмал уже израсходован. Небольшое количество мелких крахмальных зерен (2—3) отмечается в области разветвления проводящих пучков. Клетки подиума дают небольшую, а клетки гипостазы довольно сильную реакцию на декстрины. Больше всего крахмала на этой стадии развития наблюдается в перикарпе — до 4—5 средних крахмальных зерен на клетку (рис. 5, *9*).

У *pam1*, несмотря на то что завязь начинает сжиматься и деформироваться, сохраняется довольно большое количество крахмала в основании семязачатка, в верхней части завязи (в области расхождения проводящих пучков) и в перикарпе. Однако процесс деструкции продолжается, завязь сжимается, деформируется и засыхает.

У мутантов *mac1* и нормы в дальнейшем клетки, окружающие зародышевый мешок, сжимаются и дают сильную реакцию на декстрины. В нуцеллусе крахмал совсем исчезает, в области пучков его остается 2—4 средних крахмальных зерна на клетку. Сохраняется крахмал в перикарпе. Продолжается накопление крахмала, он откладывается в зиготе и первичной клетке эндосперма, особенно интенсивно крахмал аккумулируется вокруг ядра эндосперма.

Различия в динамике полисахаридов и белков у мутантов и «Белой ночи» в основном количественные. У *mac1* меньшее количество крахмала аккумулируется в основании семязачатка перед оплодотворением, по сравнению с нормой. У *pam1*, наоборот, отмечается более интенсивное отложение крахмала в основании и стенке завязи по сравнению с нормой. По-видимому, эти различия связаны с количеством спорогенных клеток, которые являются потребителями полисахаридов. У *mac1* отмечается формирование нескольких жизнеспособных мегаспор, и для развития зародышевых мешков требуется дополнительное количество пластических веществ, их больше расходуется и соответственно несколько меньше накапливается. У *pam1* зародышевые мешки обычно не формируются, и пластические вещества не потребляются, а откладываются в семязачатке, в основании и стенке завязи.

Сравнительно-эмбриологический анализ обоих мутантов и сорта «Белая ночь» выявил единые пути морфогенеза структур семязачатка кукурузы: нуцеллуса, нуцеллярного колпачка, интегументов, гипостазы, подиума и постамента; заложение комплекса инициальных клеток, из которого в дальнейшем формируются несколько археспориальных клеток. Мегаспороцитом, как правило, становится центральная клетка этого комплекса. У *mac1* — все археспориальные клетки преобразуются в мегаспороциты, причем асинхронно. У *pam1* развитие большинства мегаспороцитов останавливается на стадии профазы I мейоза, но остальные структуры семязачатка развиваются еще некоторое время. Мейоз у *mac1* и «Белой ночи» проходит нормально, формируется зародышевый мешок Polygonum-типа.

Пространственно-временнóе распределение пластических веществ у мутантов *mac1*, *pam1* и «Белой ночи» также сходно, основные отличия носят количественный

характер и в первую очередь определяются числом основных потребителей (мегаспор, зародышевых мешков), которые используют эти вещества.

Проведенный анализ литературы и полученные в ходе настоящего исследования данные еще раз подтверждают, что семязачаток и семя — это саморегулирующаяся система, способная к поддержанию гомеостаза и обеспечению репродуктивной стратегии вида и при нарушениях в развитии женских генеративных структур.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-48002 и 00-15-97828).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А. и др. Эмбриологическое проявление мутации *mac1* у *Zea mays* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 28—35.

Александров В. Г., Александрова О. Г., Яковлев М. С. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea mays* L.) // Сов. бот. 1944. № 6. С. 63—75.

Батыгина Т. Б. Семязачаток и семя с позиции надежности биологических систем // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 263—266.

Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 13. С. 304—311.

Батыгина Т. Б., Воронова О. Н. Проявление апоптоза на ранних этапах развития семязачатка у мутанта кукурузы *mac1* // ДАН. 1999. Т. 367. № 3. С. 426—429.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Новый подход к трактовке структур базальной области семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 166—167.

Воронова О. Н. Морфогенетические потенции семязачатка *Zea mays* L.: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 168 с.

Голубовская И. Н., Авалкина Н. А., Перемыслова Е. Е. Гены *pam1* и *pam2*, контролирующие цитокенез на разных этапах онтогенеза половых клеток кукурузы // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1392—1399.

Голубовская И. Н., Машненков А. С. Множественные нарушения мейоза у кукурузы, вызываемые одной рецессивной мутацией *pam A-A 344* // Генетика. 1977. Т. 13. № 11. С. 1910—1921.

Жинкина Н. А., Воронова О. Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 168—171.

Иванов В. Б., Литинская Т. К. Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9. № 9. С. 1163—1165.

Коробова С. Н. Эмбриологическое исследование кукурузы: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1961. 310 с.

Коробова С. Н. Формирование женского гаметофита, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма кукурузы // Культурная флора СССР. М., 1982. С. 151—176.

Машненков А. С., Голубовская И. Н. Мейотические мутации кукурузы, индуцированные нитрозоалкилмочевиной // Генетика. 1980. Т. 16. № 9. С. 1632—1640.

Паламарчук И. А. О развитии женского соцветия, цветка и зерновки кукурузы. Сообщение II // Биологические науки. 1960а. № 1. С. 87—93.

Паламарчук И. А. Развитие женского гаметофита у кремнистого сорта кукурузы // Сообщ. Моск. отд. ВБО. 1960б. Вып. 1. С. 93—96.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Устинова Е. И. Биология цветения и опыления у кукурузы // Морфология кукурузы. М., 1962а. С. 221—240.

Устинова Е. И. Цитоэмбриологическое исследование зародышевого мешка, оплодотворения и эмбриогенеза у кукурузы // Морфология кукурузы. М., 1962б. С. 241—265.

Чеботарь А. А. Влияние некоторых факторов среды на процессы оплодотворения и эмбриогенеза кукурузы // Тр. Перв. науч. конф. мол. учен. Молдавии. 1960. С. 133—166.

Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972. 384 с.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 1—35.

Яшвили М. Н. К изучению процесса оплодотворения у кукурузы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1962. 36 с.

Boequet G. The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 3. P. 222—227.

Clark J. K., Sheridan W. F. Isolation and characterization of 51 embryo-specific mutants of maize // Pl. Cell. 1991. Vol. 3. N 9. P. 935—951.

Cooper D. C. Macrosporogenesis and embryo-sac development in *Euhlaena mexicana* and *Zea mays* // J. Agric. Res. 1937. Vol. 55. N 5. P. 539—551.

Cordts S., Kranz E., Brettschneider R. et al. Isolation and characterization of genes which are specifically high expressed in the unfertilized egg cell of maize (*Zea mays* L.) // XV International Congress on Sexual Plant Reproduction. Wageningen, 1998. P. 21.

Davis G. L. Systematic embryology of angiosperms. N. Y., 1966. 528 p.

Golubovskaya I. N., Grebennikova Z. K., Avalkina N. A., Sheridan W. F. The role of ameioitic 1 gene in the initiation of meiosis and in subsequent meiotic events in maize // Genetics. 1993. Vol. 135. P. 1151—1166.

Guignard M. L. Double écondation dans le mais // Journal de Botanique. 1901. Vol. 15. N 2. P. 37—50.

Huang B.-Q., Sheridan W. F. Female gametophyte development in maize: microtubular organization and embryo sac polarity // Pl. Cell. 1994. Vol. 6. P. 845—861.

Jensen W. A. Botanical histochemistry. Principles and practice. San Francisco, London, 1963. 377 p.

Lammeren van A. A. M. A comparative ultrastructural study of the megagametophytes in two strains of *Zea mays* L. before and after fertilization // Agric. Univ. Wageningen Papers. 1986. Vol. 86. N 1. P. 1—37.

Periasamy K. The ruminate endosperm: development and types of rumination // Plant embryology. A symposium. New Dehli, 1962. P. 62—74.

Randolf L. F. Development morphology of the caryopsis in maize // Journ. Agr. Res. 1936. Vol. 55. N 7. P. 539—551.

Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I. The *mac1* gene: controlling the commitment to the meiotic pathway in maize // Genetics. 1996. Vol. 142. N 3. P. 1009—1020.

Titova G. E., Zakharova A. A., Shamrov I. I. Batygina I. B., Golubovskaya I. N. Ovule and seed development of *Trapa natans* L. (*Trapaceae*) in connection with the specific of embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyledony // Bull. Polish Acad. Sci., Biol. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 81—92.

True P. The development of caryopsis // Bot. Gas. 1893. Vol. 18. N 6. P. 212—226.

Voronova O. N., Batygina T. B. Ovule of *Zea mays* mutants and apoptosis // Bull. Acad. of Sci. Biol. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 75—80.

Weatherwax P. Gametogenesis and fecundation in *Zea mays* as the basis of xenia and heredity in the endosperm // Bull. Tor. Bot. Club. 1919. Vol. 46. P. 73—90.

Weatherwax P. Structure and development of reproductive organs // Corn and corn improvement. N. Y., 1955. P. 67—91.

SUMMARY

A comparative structural-histochemical study of the maize mutants *pam1*, *mac1* and the variety «White night» has been realized. The one ovule in an ovary of *Zea mays* develops on the basal placenta. Periclinal divisions of the subepidermal placenta cells form the ovular primordium. The ovule is ortho-campylotropous, bitegmic, afunicular (placento-chalaza is formed). The postament, podium and nucellar cap are differentiated in the nucellus; sometimes separation of parietal cells or parietal tissue formation takes place. The hypostase is formed at the nucellus and integument base on the border of chalaza. In mature ovule it consists of 2—3 layers of flattened cells with dense cytoplasm. The integuments of epidermal origin arise from the common initial zone, but their differentiation is separated in time. In both the mutants and normal plants the formation of female generative organs is generally similar. A group of cells, namely the complex of initial cells (4—5 in the «White night» and *pam1*, up to 10—15 in *mac1*), is distinguished in the subepidermal layer of the primordium apical part. Some of the cells, located in centre of the complex, start differentiation as the archesporial cells (1—4 archesporial cells in *pam1* and «White night», from 2—5 to 10—15 cells in *mac1*). In normal plants and *pam1* one archesporial cell (in the centre of the group) transforms into the megasporocyte, in *mac1* up 6—8 cells. The most of the megasporocytes in *pam1* do not undergo the meiosis and stop at the prophase I, while surrounding ovule structures continue their development. In «White night» and *mac1* meiosis occurs without defections. The megasporocytes of *mac1* undergo meiosis asynchronously; different stages of megasporo- and megagametogenesis are observed in the same ovule. The embryo sac is formed by the Polygonum-type, and additional embryo sacs of aposporial and diplosporial origin are found in *mac1* mutants.

A comparative study of protein and polysaccharide accumulation and utilization in the ovule of *mac1*, *pam1* and «White night» has revealed similarity in space-time coordination of distribution of plastic substances. The differences are quantitative and determined by the number of sinks (megaspores, embryo sacs) using these substances.

УДК 561:551.781.5(234.81)

© С. В. Викулин

ПЕРВАЯ НАХОДКА РОДА *RHODOMYRTOPHYLLUM* (*MYRTACEAE*) В ПАЛЕОГЕНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

S. V. VICKULIN. FIRST FIND OF THE GENUS *RHODOMYRTOPHYLLUM* (*MYRTACEAE*) IN PALAEOGENE OF EASTERN EUROPE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаб. палеоботаники
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, тел. 234 01 45
E-mail: vickulin@SV2351.spb.edu
Поступила 14.02.2000
Окончательный вариант получен 04.04.2002

С помощью сканирующей электронной микроскопии детально изучено строение эпидермы листьев и выявлен тип устьичного комплекса *Rhodomyrtophyllum pasekovicum*. Проведен анализ признаков микроморфологии листа современных и ископаемых миртовых. Обсуждаются микроструктура кутикулы и фитогеографическое значение нового для территории России ископаемого рода.
Ключевые слова: микроморфология листа, миртовые, палеоген, палеофитогеография, Россия, *Rhodomyrtophyllum*, *Eugenia*.

В эоценовых отложениях Восточно-Европейской равнины структурно сохранившиеся растительные остатки растений были обнаружены лишь в бурых эоценовых углях и лигнитах юга Европейской России и Украины (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884; Зосимович, Михелис, 1979; Викулин, Пнева, 1986; Викулин и др., 1986; Викулин, 1987а—г, 1990, 1991, 1996; Проскурин, Викулин, 1990; Vickulin et al., 1995; Vickulin, 1996a, b, 1998a, b, 1999a, b).

Материалом к данной работе послужили более 100 экземпляров отпечатков листьев, находящихся в органической связи с фитолеймами, и дисперсных фитолейм (с эпидермальной структурой абсолютно идентичной листовым фитолеймам). Ископаемые остатки были собраны автором в буроугольном месторождении Пасеково Воронежской обл. в 1983—1988 гг. (Викулин, 1987а—г; Vickulin, 1999a, b). Сохранность некоторых листьев очень высокая — в них даже сохранились пластиды (Vickulin, 1996a, b, 1998a, b; Vickulin, Yakovleva, 1998; Vickulin, 1999a, b). Пасековское буроугольное месторождение расположено на юго-востоке Среднерусской возвышенности у разъезда Пасеково (на территории хутора Лебедево; поблизости находится с. Пасеково) в Михайловском р-не Воронежской обл. Заброшенный сейчас карьер (добыча шла открытым способом) находится в непосредственной близости от железнодорожного полотна, соединяющего Воронеж и Ростов-на-Дону. Карьер этот ныне заполнен почвенными водами, в результате чего образовалось небольшое озеро с глубиной до 6—8 м, постоянно подпитываемое вскрытыми разработкой водоносными горизонтами. Разработка месторождения прекратилась в 1950-х годах, однако с тех пор до момента полевых работ палеоботанического отряда Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, возглавляемого С. В. Викулиным в 1983—1984 гг., и полевых работ С. В. Викулина и К. П. Проскурина в 1988 г. сохранилось значительное количество глыб бурого угля, вынутого добытчиками из пласта и брошенного здесь. Размеры отдельных глыб достигают 1.5 м в дл. и 0.7—1.5 м в шир. В Пасекове, в неглубокой промоине, а затем в крутом обрыве бывшей шахты для добычи угля,

В. П. Семеновым (1965, 1972) был составлен разрез; он лично удостоверил свои данные о залегании угольного пласта на месте, в Пасекове, во время совместных геолого-палеоботанических работ в Воронежской обл. в 1983 г. В. П. Семенов выделяет пачку пасековских углей в качестве верхнего горизонта харьковских слоев, что, по его мнению, соответствует верхнему эоцену. Он считает, что участок накопления бурых углей являлся, видимо, бухтой мелководного морского бассейна, в которую с северо-востока впадала древняя река, возможно палео-Дон (Семенов, 1965 : 241).

Растительная группировка, существовавшая в то время в Пасекове, представляла собой древний тип таксодиево-ниссового болота с многочисленными термофилами: лавровыми, экзотическими вересковыми, эпакрисовыми, миртовыми, бромелиевыми, алянгиумами и архаичными таксодиевыми (например, *Protosequoia* sp.). Листопадный элемент (например, экзотичный *Sorbus prealnifolia* Vikulin, родственный современным сино-гималайским цельнолистным рябинам) был слабо выражен (Викулин, 1987а—г; Vickulin, 1999a, b).

Ископаемые остатки листьев представителей семейства миртовых известны из многих местонахождений третичной флоры Евразии, Северной Америки и Австралии. Для Восточной Европы и России представители семейства известны главным образом по отпечаткам листьев без сохранившихся фитолейм (Unger, 1864; Ettingshausen, 1888; Mac Ginitie, 1941, 1953, 1969, 1974; Федотов, 1975; Ильинская, 1986; Mihajlović, 1990; Budantsev, 1994). Анализ микроморфологической структуры ископаемых кутикул листьев (=фитолейм) (Vickulin, 1999a, b) позволяет значительно сузить и уточнить таксономический круг возможных современных аналогов ископаемого вида и высказать суждения, дополняющие анализ макроморфологического строения листа (признаки строения края листовой пластинки, жилкования и др.) (Dilcher, 1974; Barthlott, 1990), о существовавшей экологической обстановке по признакам строения эпидермы листа (Bandulska, 1923, 1931; Linsbauer, 1930; Kräusel, 1950; Pacltová, 1961; Rüffle, 1964; Metcalfe, Chak, 1950, 1979; Мирославов, 1974; Rüffle, Jähnichen, 1976; Wilkinson, 1979; Mai, Walther, 1985; Christophel, Lys, 1986; Carr, Carr, 1987 : 331; Wilde, 1989; Walther, 1994; Carpenter, Pole, 1995 : 1111, 1117, figs. 57—68; Vickulin, Yakovleva, 1998; Vickulin et al., 2001).

Род *Rhodomyrtophyllum* Rüffle et Jähnichen был установлен по многочисленным отпечаткам листьев с фитолеймами из среднеэоценовой флоры долины р. Гайзельталь, Восточная Германия (Rüffle, Jähnichen, 1976). Отпечатки его листьев характеризуются петлевидным (брохидодромным) жилкованием, которое часто сохраняется слабо. Однако ископаемые кутикулы, относимые к данному роду, имеют очень высокий уровень сохранности, позволяющий выявить как «стоматотип» эпидермы, так и особенности микроморфологии эпидермальных клеток.

Этот ископаемый таксон важен еще и тем, что является так называемым стратиграфическим «индекс-родом», не выходящим за пределы эоцена (Walther, 1994). К настоящему времени в Европе в ископаемом состоянии известны следующие виды: *Rhodomyrtophyllum tristanioides* Rüffle et Jähnichen, *R. rossmässlerii* Rüffle et Jähnichen, *R. psidioides* Rüffle et Jähnichen, *R. reticulosum* (Rossm.) Knobloch et Kvaček, *R. pasekovicum* Vikulin и *Rhodomyrtus sinuatum* Band., *R. sinuata* Band. var. *engelhardtii* Rüffle et Jähnichen.

Пор. *MYRTALES*

Сем. *MYRTACEAE*

Rhodomyrtophyllum Rüffle et Jähnichen, 1976

Листья, относимые к данному роду, характеризуются как морфологией листовой пластинки и жилкованием, так и микроморфологией кутикулы (табл. I, *1*, *4*, *5*, *6*, *8*; II, *1*, *3*; III, *1—4*; IV, *1*, *3—6*; V, *1—2*). Листья цельнокрайные, кожистые, что

свидетельствует о так называемом вечнозеленом облике (табл. I, *4—6, 8*). Характерно петлевидное жилкование: вторичные (боковые) жилки отходят под углами 40—80° и изгибаются петлей у самого края пластинки. Все 7 известных видов — гипостоматные, т. е. устьица имеются лишь на нижней (абаксиальной) стороне листа, устьичный тип варьирует от пара-, латеро- до переходного к аномоцитному. Очертания эпидермальных клеток извилистые или изогнутые (табл. II, *1, 3*; III, *1—4*). Имеются трихомы (табл. II, *1*; IV, *3, 5, 6*) и гигантские устьица (табл. II, *3*; V, *2*). Характерны погруженные устьичные аппараты, окруженные кутикулярным кольцом: внешняя поверхность кутикулы листа — волнистая, хорошо выражены кутикулярные складки (табл. V, *1, 2*). Орган-род *Rhodomyrtophyllum* объединяет в себе листовые отпечатки с сохранившимися фитолеймами, имеющими сходство не только с видами *Rhodomyrtus* DC (табл. II, *1, 3*; III, *5*), но также и с другими близкими родами сем. *Myrtaceae*, среди которых *Eugenia* L. (табл. I, *2, 7*; II, *2*; III, *6*; IV, *2*), *Syzygium* J. Gaertner, *Psidium* L., *Tristania* R. Br.

Rhodomyrtophyllum pasekovicum Vikulin, 1999, Bot. Journ. Linnean Soc., 131 (1): 78, figs. 2—5, 8—10, 12, 13, 15—34, 36, 38, 40, 42, 59, 61, 63, 67, 69, 75—77, 83—85.

Тип. Голотип: образец 116А, кол. 1392 (БИН РАН), ibid., figs. 3—5, 10, 17—34, отпечаток с фитолеймой (116А/1392) и стеклянный слайд-препарат (116а/1392S). Изотип: ibid., fig. 9 (118/1392) имеет совершенно идентичную эпидермальную структуру (ibid., figs. 33, 59), что и голотип (ibid., figs. 17—19). Изотип имеет полностью сохранившуюся верхушку листа.

Материал. Многочисленные мумифицированные листья были собраны из открытого буроугольного карьера. Как полные, так и неполные отпечатки с фитолеймами и фитолеймы без отпечатков (табл. I, *1, 4—6, 8*). Это один из видов-доминантов пасековской флоры (образцы 118/1392в 401—415/1392, 452—455/1392).

Местонахождение. Открытый буроугольный карьер (49° 45′ с. ш. и 39°48′ в. д.), Среднерусская возвышенность, Михайловский р-н, Воронежская обл., европейская часть России, верхи верхнего эоцена, верхняя часть Касьяновской свиты (Семенов, 1965, 1972). Поздний эоцен—? ранний олигоцен с. Пасеково (на хуторе Лебедево), Воронежская обл. Виды пасековской флоры, опубликованные к настоящему времени: *Quercus pseudoalexeevii* Vikulin, *Nyssa zhilinii* Vikulin et Pneva, *Epacridicarpum rossicum* Proskurin et Vickulin (Викулин и др., 1986; Викулин, Пнева, 1986; Викулин, 1987а—г; Проскурин, Викулин, 1990; Vickulin, 1999).

Коллектор. С. В. Викулин.

Этимология. По названию местонахождения.

Описание. Морфология листа: овальная форма с низбегающими на короткий толстый черешок основанием и слегка оттянутой верхушкой (табл. I, *5, 6, 8*). Размерный диапазон: 5—10 см дл., 2—4.5 см шир. Край цельный. Сильная главная жилка и очень тонкие вторичные (боковые) жилки (6); тончайшая сеточка жилок 3-го и более высоких порядков (мелких) образует мельчайшие ареолы (табл. I, *4*). Тип жилкования — брохидодромный, перистый, петлевидный.

Кутикулярные признаки. Листья гипостоматные и гетеростоматные, т. е. на одном листе встречается одновременно несколько стоматотипов: аномо-, аномоставро-, латероцитный или переходные между ними, 4—7 побочных клеток, чаще 4—5 (табл. II, *1, 3*; IV, *4*). Погруженные устьица имеют двойное кутикулярное перистомальное кольцо (табл. I, *1*) и располагаются без определенной ориентации, беспорядочно, собраны в плотные группы (кластеры) из 4—8—12—15 шт. в каждой группе (табл. II, *1*). Гигантские устьица очень характерны, вокруг них кольцами концентрически собраны обычные устьичные аппараты (табл. II, *3*; V, *2*). Двойное кутикулярное кольцо хорошо развито как у обычных, так и у гигантских устьиц (табл. I, *1*; V, *1, 2*). Стенки эпидермальных клеток как абаксиальной, так и адаксиальной сторон листа сильно волнисты, извилисты, умеренно бугорчатые (=четковидные) («buttressed») (табл. III, *1—4*). Извилистая форма антиклинальных стенок может быть классифицирована как относящаяся к типу «S» (табл. III, *4*) или «U» по:

W. Barthlott (1981), а также как типы 5—8 по: C. A. Stace (1965a, b). Сохранившиеся основания крупных простых одноклеточных волосков от 18 мкм до 25 мкм в диам., располагаются как на крупных, так и на более мелких жилках, а также вне жилок (табл. IV, *3*, *5*, *6*).

О европейских и австралийских находках мезофильных миртовых

Один европейский ископаемый вид современного рода *Rhodomyrtus* (Scott, 1978) — *R. sinuatum* описан из среднего эоцена Великобритании (Bournemouth, South England, locus typicus) (Bandulska, 1923, 1931), 5 видов очень близкого к нему ископаемого форма-рода *Rhodomyrtophyllum* определены из Германского эоцена: среднего эоцена Messel, среднего и верхнего эоцена Geiseltal и верхнего эоцена Regis, Altenburg (Kräusel, Weyland, 1950; Rüffle, Jähnichen, 1976; Wilde, 1989). H. Walther (Mai, Walther, 1985) поместил *Rhodomyrtophyllum rossmässlerii* Rüffle et Jähnichen в рамках широко понимаемой комбинации *Rhodomyrtus sinuatum* (Bandulska) Walther, которая включает базионим *Phyllites sinuatum* Bandulska и его комбинацию *Rhodomyrtus sinuatum* (Bandulska) Bandulska (Bandulska, 1923, 1931).

Чешский вид *R. reticulosum* (Rossmässler) Knobloch et Kvaček имеет пара- и латероцитный, а ранее известный лишь из Германии *R. tristanioides* Rüffle et Jähnichen — пара-, латеро- и цикло-цитный стоматотипы. Оба этих вида описаны из чешской позднеэоценовой флоры Stare Sedlo, Bohemia (Knobloch et al., 1996: tab. 34, figs. 6, 7). Эпидермальные препараты документированы здесь лишь как 1 микроскопический снимок при увеличении ×200 для каждого вида. *R. reticulosum* отличается от *R. tristanioides* слабой извилистостью эпидермальных стенок.

Rhodomyrtophyllum вымер в Европе к концу позднего эоцена. Это индекс-вид (an «index-fossil») в отношении флор серии «Zeitz Floristic Complex» бассейна Weisselster на юге Лейпцига, который тесно связан с Хемпширским бассейном на юге Англии: Hampshire Basin (Southern England), а также с эоценом северо-запада Чехии: Czech Republic (Bohemia) и Среднерусской возвышенности (Walther, 1994 : 243).

Alcoa Anglesia, Victoria — одно из наиболее древних эоценовых местонахождений Австралии, которое содержит ископаемые мумифицированные листья *Myrtaceae*; а именно, сохранившихся структурно *Myrtaciphyllum undulatum* Christophel et Lys. Этот вид имеет близкое сходство с мезофильными представителями *Syzygium*, включая близкие сателлитные роды. Вид характеризуется аномоцитным стоматотипом, крупными многоклеточными основаниями волосков и извилистыми клеточными стенками эпидермы (Christophel, Lys, 1986). Все вышеупомянутые кутикулярные признаки также характеризуют и недавний описанный вид *R. pasekovicum* из Российского эоцена, который характеризуется в отличие от австралийского вида отсутствием краевой жилки. Микроморфологические признаки, рассмотренные здесь, были детально проанализированы автором ранее (Vickulin, 1999a, b).

Анализ микроморфологического разнообразия в пределах рода

По биоразнобразию, значению в сложении растительного покрова и биомассе *Myrtaceae* является одним из наиболее важных семейств покрытосеменных (Briggs, Johnson, 1979, Johnson, Briggs, 1984).

Bandulska (1931), A. E. Van Wyk et al. (1982), R. C. Keating (1984), D. J. Carr et al. (1986), а также K. D. Hill, L. A. S. Jonson (1995) предприняли исследования *Myrtaceae* с точки зрения выявления значения анатомических признаков для систематики группы на уровнях семейства, рода или вида.

Трихомы ископаемых и современных листьев. Наличие трихом (волосков) у листьев характерно для *Eugenia*, *Rhodomyrtus* и родственных им видов (табл. IV, *3*, *5*, *6*). Обычно они одноклеточные, что согласуется с описаниями

H. Solereder (1908), C. R. Metcalfe, L. Chalk (1979) для *Myrtaceae*. Характерно для *Myrtaceae* следующее явление (Uphof, 1962): на верхушке зрелой трихомы цитоплазма сокращается, формируется новая клеточная стенка, а старая стенка отпадает, оставляя след (рубец) (табл. IV, *5*).

Типы устьиц. Разнообразные по строению устьичные аппараты *Rhodomyrtophyllum pasekovicum* как ископаемого вида и по отношению к современным аналогам *Myrtaceae*, следует описывать как гетеростоматные «heterostomatic» (Baranova, 1992:82), т. е. как имеющие разнообразные типы устьиц на одном и том же листе. M. A. Baranova (1992:62) разделяет точку зрения, что основной стоматотип *Myrtaceae* — энциклоцитный («encyclocytic» (=cyclocytic)) (Штромберг, 1956). В то же время заключение А. Я. Штромберг (1956) о том, что циклоцитный тип — основной для *Myrtaceae* базируется лишь на немногих исследованных видах *Eucalyptus*, причем весьма ксероморфных. Однако Carr, Carr (1987), Hill, Hohnson (1995) даже не для мезофитов, а для мезоксероморфных видов *Eucalyptus* упоминают о наличии аномоцитного стоматотипа на ранней стадии онтогенеза листа, что вполне согласуется с суждением Metcalfe и Chalk (1965) о том, что аномоцитные стоматотипы встречаются у представителей *Myrtaceae*. Bandulska (1931) наблюдала у ископаемых и современных видов *Rhodomyrtus* так называемые опоясывающие клетки («girdling cells»), соответствующие, по-видимому, узкому кольцу побочных клеток, окружающих эти устьица. Вышеупомянутые описания дали повод (Baranova, 1992) трактовать стоматотип как энциклоцитный cyclocytic (=«encyclocytic») sensu Stace (1965a, b, 1966, 1989). В то же время автор статьи имел возможность исследовать препараты H. Bandulska в Британском музее (Natural History Museum of London) (BMNH) и помимо «циклоцитного» наблюдал также парацитный, стефаноцитный и латероцитный типы устьиц, что характеризует также и *R. pasekovicum*, и современные виды *Rhodomyrtus* и *Eugenia* (Vickulin, 1999: figs. 43—45, 47, 49, 52, 54—58).

Аномоцитные и парацитные устьица упоминаются также и для современных *Myrtaceae* (Solereder, 1908; Metcalfe, Chalk, 1950, 1979).

С другой стороны, Van Wyk et al. (1982) для видов *Eugenia* посчитал трудным отнести их к какому-либо из описанных в литературе устьичных типов и ввел понятие аномоставроцитного комплекса. Именно последний тип и характеризует российский вид *R. pasekovicum* (Vickulin, 1999: figs. 20, 22) и также наблюдался автором статьи для ряда современных видов *Eugenia* (Vickulin, 1999: figs. 14, 49, 54—58).

Khatijah et al. (1992) рассматривал стоматотип в качестве надежного диагностического признака для видов *Eugenia* Малайского п-ова. Данным автором были описаны парацитный, аномоцитный и анизоцитный типы устьичных комплексов. Среди 21 исследованного вида *Eugenia* парацитный (П) тип устьичного комплекса отмечен у 14 видов, аномоцитный (А) тип — у 3, (П) и (А) — у 4 (Haron, Moore, 1996). Напротив, у современных видов *Rhodomyrtus* аномоцитный и парацитный устьичные типы встречаются редко (Vickulin, 1999: figs. 84, 86), циклоцитный доминирует.

Утолщения кутикулы в полярных зонах побочных клеток. Утолщения кутикулы в полярных зонах побочных клеток следует называть Т-кутикуляризацией («T-thickenings» или «T-piece stomatal cuticularisation»). Это хороший таксономический признак для *Myrtaceae*, как отмечают Bandulska (1931), Rüffle, Jähnichen (1976), Haron, Moore (1996). Данные признаки отмечены для *R. pasekovicum* (Vickulin, 1999: figs. 16, 33), для видов *Eugenia* из Нового Света (Fontenelle et al., 1995; Haron, Moore, 1996), для *Rhodomyrtus sinuata* Bandulska var. *engelhardtii* Rüffle et Jähnichen (Rüffle, Jähnichen, 1976:318, figs. 2, 3) и для *R. psidioides* Rüffle et Jähnichen (Rüffle, Jähnichen, 1976:329, fig. 6). К тому же некоторые виды *Rhodomyrtophyllum* из Европейского палеогена, например виды из «Geiseltal» — *R. tristanioides* Rüffle et Jähnichen (Rüffle, Jähnichen, 1976:322, fig. 4), обладают значительными Т-утолщениями, напоминая таковые у некоторых современных *Tristania* и *Rhodomyrtus*.

Сравнение вида из России с ископаемыми и современными таксонами миртовых

Местонахождения анатомически сохранившихся листьев *Rhodomyrtophyllum* из Северной, Центральной и Восточной Европы (юг Англии, Германия, Богемия и Европейская Россия) относятся к среднему и позднему эоцену. Средним эоценом датируются местонахождения Англии (Bournemouth) и Германии (Cecille, Messe); поздним эоценом — местонахождения Германии (Zeitz, Cecille, Schleenhain, Gruse Emma, Kayna Sud); концом позднего эоцена — Российское местонахождение Пасековo и Чешское (Богемия) — Stare Sedlo. Ранее автором статьи были детально проанализированы микроморфологические признаки современных и ископаемых кутикул листьев *Eugenia* (*Syzygium*), *Rhodomyrtus*, *Rhodomyrtophyllum* и *Myrtaciphyllum*, характеризующие стоматотип, размеры устьиц, их полярную кутикуляризацию и очертания антиклинальных стенок эпидермы (Vickulin, 1999a, b). Оказалось, что среди 7 европейских видов *Rhodomyrtophyllum* российский вид *R. pasekovicum* (Vickulin, 1999) близок позднеэоценовому *R. psidioides* Rüffle et Jähnichen из Гайзельталя, locus typicus: Schleenhain bei Regis — Weisselster Beckens (Vickulin, 1999a, b). Как и немецкий вид, он имеет нестабильный гетеростоматный тип эпидермы, характеризующийся разнообразными стоматотипами: аномо-, аномоставро-, латероцитными или промежуточными стоматотипами с 4 или 7 побочными клетками, обычно 4—5 (Vickulin, 1999 : 79). На одном листе встречаются несколько типов устьичных аппаратов. Пасековские листья отличаются слабой степенью отличия побочных клеток устьичных аппаратов от основных клеток эпидермы. Основной тип устьичного аппарата для них, как и для ряда видов современных *Eugenia*, следуя терминологии Van Wyk et al. (1982), а также Fontenelle et al. (1995), может быть охарактеризован как аномо-ставроцитный.

Стенки замыкающих клеток сильно кутикуляризованы. Наблюдаемые в световой микроскоп в виде «светлых точек» (иногда неточно называемые «поры») (Maercker, 1965) неравномерно утолщенные участки клеточной стенки на стенках эпидермальных клеток (табл. III, *1—6*) наряду с бугорчатыми (Vickulin, 1999: fig. 87) или четковидными утолщениями антиклинальных стенок считаются примитивными признаками (Watson, 1942; Maercker, 1965; Баранова, 1986; Baranova, 1992).

Среди европейских палеоботаников существует два подхода к объему рода *Rhodomyrtophyllum*. Так, H. Walther (Walther, Mai, 1985), а вслед за ним и V. Wilde (1989), сильно упрощая ситуацию, объединяют *R. rossmässlerii*, *R. tristanioides* и *R. sinuata* под оболочкой новой комбинации *R. sinuatum* (Band.) Walther. Walther отмечает наличие трихомных образований (Mai, Walther, 1985: tab. 28, fig. 6), характерных и для пасековского *R. rossicum*. Однако если о принадлежности *R. rossmasslerii* и *R. sinuata* к одному виду можно согласиться, то вряд ли *R. tristanioides* и *R. psidioides* могут быть лишь экологическими модификациями *R. sinuatum*. Например, в пользу самостоятельности вида *R. tristanioides* свидетельствуют и сильно развитые Т-образные утолщения кутикулы в полярных частях устьичного аппарата. Не вызывает сомнения наличие в эоценовых флорах Европы нескольких видов миртовых. Достоверные *Myrtaceae*, известные по эпидермальным остаткам и сравниваемые с современными *Eugenia*, *Syzygium*, *Psidium*, *Rhodomyrtus* и др. таксонами мезофильных миртовых как с интрамаргинальной (краевой) жилкой, так и без нее, обладающих петлевидным (брохидодромным) жилкованием, были широко распространены в палеогеновых флорах Европы. Пасековский вид имеет сходство с листьями позднеэоценовых флор Weisselster Beckens, описанных под сборным названием *R. sinuatum* (местонахождения Knau, Nobitz, Klauza): 1) по основным особенностям петлевидного типа жилкования; 2) по особенностям извилистости и утолщений клеток эпидермы; 3) по наличию гигантских устьиц, которые в 2 раза крупнее обычных устьиц (cf. Walther, ibid, tab. 28, fig. 1). Немецкие формы *Rhodomyrtophyllum* ближе к современным *Rhodomyrtus*, *Psidium* и лишь отчасти к *Syzygium* и *Eugenia*. Пасековский же вид как по стоматотипу листа, так и по остальным признакам

строения эпидермы почти не отличим от некоторых современных видов *Eugenia* и *Syzygium* (табл. I, *1*, *2*) (Vickulin, 1999). При сравнении с современными видами ископаемые виды ближе всего стоят к мезофильным таксонам миртовых Старого и Нового Света, главным образом *Eugenia* s. l. и *Syzygium*, оба из которых часто обладают аномоцитным стоматотипом и имеют извилистую форму антиклинальных стенок эпидермы (табл. II, *2*; III, *6*). Многие из видов вышеупомянутых родов не имеют краевой жилки. В составе рода *Eugenia* насчитывается до 2000 (!) видов и он считается одним из самых многочисленных среди древесно-кустарниковых форм. Эта громадная по численности группа вечнозеленых видов населяет тропики и субтропики Нового и Старого Света (Haron, Moore, 1996). Следует отметить, что таксономическое разделение родов *Eugenia* и *Syzygium* не является пока универсально признанным (Hyland, 1983 : 3), поскольку выделение из рода *Eugenia* s. l. соподчиненных ему *Actmena* DC, *Cleistocalyx* Bl., *Eugenia* L. s. str. и *Syzygium* J. Gaertn. вызывает номенклатурные и таксономические трудности (Chantaranothai, Parnell, 1993).

Палеофитогеография рода *Rhodomyrtophyllum*

Палеофлористические связи *R. pasekovicum* рассматриваются с точки зрения концепции древних теплых эпиконтинентальных морей исчезнувшего океана Тетис, как «миграционного коридора», объясняющей европейские палеофлористические связи с Австрало-Малезийской областью в эоцене (Oberhänsli, 1996; Vickulin, 1999). Палеофитогеографически рассматриваемые местонахождения *Rhodomyrtophyllum* (от южной Англии до юга Среднерусской возвышенности, включая Германию и Богемию) соотносятся преимущественно с прибрежными местообитаниями вечнозеленой растительности «Nothophyllous evergreen broad-leaved forest vegetation» (Reid, Chandler, 1933; Walther, 1994; Mai, 1996), существовавшей вдоль береговой линии древнего океана Тетис.

Древний морской бассейн мог служить транзитным каналом флористического обмена и поддержания биоразнообразия в Центральной и Восточной Европе. Современной проекцией юго-восточной части Паратетиса являются рефугиальные зоны Сино-Гималайской флористической провинции, а также Австрало-Малезийская провинция, где сохранились некоторые близкородственные аналоги вымерших Миртовых (Vickulin, 1999). Это представители подсемейства *Myrtoideae* — *Rhodomyrtus* DC, *Psidium* L., *Tristania* R. Br., *Syzygium* Gartn., *Eugenia* L. Они представлены вечнозелеными и мезофильными деревьями или кустарниками, встречаются на побережьях и поднимаются в горы на высоты до 1000 м. В отличие от многочисленных данных по третичной флоре Южной Европы (Mihajlović, 1990) мелколистные ксеротермичные представители отсутствуют во флорах эоценового комплекса Зейтц, раннеолигоценового Хазельбахского комплекса, в позднем эоцене острова Уайт и Борнемоте, а также позднеэоценовой флоре Пасекова на Юге России. Возможно, что в Южной и Юго-Западной Европе (Средиземноморье) и Казахстане ксеротермические *Leptospermeae* действительно были представлены в том числе и *Eucalyptus* L' Hér. (Ильинская, 1986; Mihajlović, 1990), где играли определенную роль в зональном распределении растительности. С другой стороны, палеогеновые мезофильные *Myrtaceae* северной части Паратетиса обладали брохидодромным типом жилкования со слабо выраженной или отсутствующей краевой (интра-маргинальной) жилкой и имели главным образом аномоцитный стоматотип, на общем фоне гетероцитности листа (Vickulin, 1999).

Возможные эволюционные тренды в микроморфологии листьев Миртовых

Европейские третичные листовые отпечатки *Myrtaceae* со структурно сохранившимися фитолеймами наряду с наиболее древними австралийскими мумифицированными листьями *Myrtaciphyllum* Christophel et Lys (*Myrtaceae*) иллюстрируют эоцено-

вый мезофильный синдром, заключающийся в доминировании аномоцитного стоматотипа и извилистой конфигурации стенок эпидермальных клеток. Микроморфологические признаки строения эоценовых видов Австралии имеют наибольшие тяготения к мезофильным видам *Syzygium* (Christophel, Lys, 1986). Европейские же ископаемые миртовые следует сопоставлять в большей мере с видами *Eugenia*, у которых также часто наблюдается аномоцитный тип устьичных комплексов (Fontenelle et al., 1995). Новые находки в европейской части России (Пасеково) также свидетельствуют о сходстве с видами *Eugenia* (табл. I, *2*; II, *2*; III, *6*; IV, *2*). Эволюционные тенденции (тренды) в становлении эоценовых миртовых проявлялись в «мезофильном синдроме», заключавшемся в наличии брохидодромного типа жилкования листа (Klucking, 1988), аномоцитного стоматотипа и извилистой конфигурации очертаний антиклинальных стенок эпидермы, имевших подпорчато-бугорчатое строение «buttressing» (табл. III, *3*, *5*) (Carpenter, 1994; Vickulin, 1999). По мере нарастания аридности климата, вероятно, интрамаргинальная (краевая) жилка (Dilcher, 1974) и циклоцитный типы устьичного аппарата стали более распространенными, что особо характерно для типичных морфо-типов наиболее специализированных видов современных эвкалиптов, являющихся классическим примером древесных ксерофитов (Carr et al., 1986; Carr, Carr, 1987). Высказанная гипотеза косвенно подтверждается данными по ископаемым макроостаткам, которые свидетельствуют о том, что эвкалипты интенсивно эволюировали в миоцене (Lange, 1978; Holmes et al., 1983; Bishop, Bamber, 1985), что совпадало с увеличением аридизации на Австралийском континенте (Martin, 1982; Pole, 1989; Hill, Carpenter, 1991).

Благодарности

Автор признателен чл.-кор., д. б. н. Л. Ю. Буданцеву за ценные замечания в ходе работы над статьей и за совет опубликовать ее на русском языке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. *Chlorantaceae* // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 12—19.

Викулин С. В. О раннеолигоценовой флоре Пасеково (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 2. С. 146—154.

Викулин С. В. Новый вид дуба из секции *Erythrobalanus* (*Fagaceae*) в раннеолигоценовой флоре села Пасеково (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 4. С. 518—522.

Викулин С. В. Палеогеновые флоры Тима и Пасекова (юг Среднерусской возвышенности). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. БИН АН СССР. Л., 1987в. 18 с.

Викулин С. В. Палеогеновые флоры Тима и Пасекова (юг Среднерусской возвышенности). Дис. ... канд. биол. наук. БИН АН СССР. Л., 1987 г. 316 с. 100 фототаблиц (рукопись).

Викулин С. В. О западных и восточных связях позднеэоценовой флоры Тима (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 920—928.

Викулин С. В. О западных и восточных связях Палеогеновых флор Русской равнины // Развитие флоры в Казахстане и на Русской равнине в Эоцене—Миоцене. Криштофовичевские чтения № 2. Л., 1991. С. 89—97.

Викулин С. В. Эволюция палеогеновых цветковых растений Европейской России с точки зрения микроморфологии ископаемых листьев // Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева (сборник тезисов и докладов), 13—14 ноября 1996 г. М., 1996. С. 24—25.

Викулин С. В., Громыко Д. В., Проскурин К. П. Новые данные о раннеолигоценовой флоре с. Пасеково // Тр. 1-й Молод. конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 3. С. 159—174. (Рукопись деп. в ВИНИТИ 25.09.1986; № 6847-В).

Викулин С. В., Пнева Г. П. *Nyssa zhilinii* — новый третичный вид из флоры Пасеково и Ашутаса // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1266—1270.

Зосимович В. Ю., Михелис А. А. Граница верхнего эоцена и олигоцена в области Киевского Приднепровья по палинологическим данным // Докл. АН УССР. 1979. Сер. Б. № 9. С. 698—701.

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1193—1202.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Проскурин К. П., Викулин С. В. Новый вид *Epacridicarpum rossicum* (*Epacridaceae*) из раннеолигоценовой флоры села Пасекова Воронежской области // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 215—220.

Семенов В. П. Палеоген Воронежской антеклизы. Воронеж, 1965. 278 с.

Семенов В. П. Палеогеновая система // Геология, Гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии. Осадочный комплекс. М., 1972. Т. 1. Геология. Кн. 2. С. 202—229.

Федотов В. В. О некоторых термофильных представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области // Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 36—52.

Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России // Зап. Киевск. общ-ва естествоисп. 1884. Т. 7. Вып. 2. С. 5—144.

Штромберг А. Я. К вопросу классификации устьичных комплексов листьев двудольных растений // Сб. Тр. Тбилисск. научн.-иссл. хим.-фарм. ин-та. 1956. Т. 8. С. 51—67.

Bandulska H. A preliminary paper on the cuticular structure of certain dicotyledonous and coniferous leaves from the Middle Eocene flora of Bournemouth // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1923. Vol. 46. P. 241—269.

Bandulska H. On the cuticles of some recent and fossil *Myrtaceae* // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1931. Vol. 48. P. 657—671.

Baranova M. A. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. P. 49—99.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and evolutionary aspects // Nordic Journal of Botany. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—354.

Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning Electron Microscopy (SEM) in Taxonomy and Functional Morphology. Systematics Association Special Volume N 41. Clarendon Press, Oxford, 1990. P. 69—83.

Bishop P., Bamber R. K. Silicified wood of early Miocene *Nothofagus*, *Acacia* and *Myrtaceae* (aff. *Eucalyptus*) from the upper Lachlan Valley, New South Wales // Alcheringa. 1985. Vol. 9. P. 221—228.

Briggs B. G., Johnson L. A. Evolution in the *Myrtaceae* — evidence from inflorescence structure // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1979. Vol. 102. P. 157—256.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in north-eastern Asia // Cenozoic Plants and Climates of the Arctic. NATO ASI Series. 1994. N 127. P. 297—313.

Carpenter R. J. Cuticular morphology and aspects of the ecology and fossil history of North Queensland rainforest *Proteaceae* // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1994. Vol. 164. P. 219—230.

Carpenter R. J., Pole M. Eocene plant fossils from the Lefroy and Cowan paleodrainages, Western Australia // Austral. J. Syst. Bot. 1995. Vol. 8. P. 1107—1154.

Carr D. J., Carr S. G. M. Eucalyptus II. The rubber cuticle, and other studies of the *Corymbosae*. Canberra, 1987. 331 p.

Carr D. J., Carr S. G. M., Lenz J. R. Leaf venation in Eucalyptus and other genera of *Myrtaceae*: implications for systems of classification of venation // Austral. Journ. Bot. 1986. Vol. 34. N 1. P. 53—62.

Chantaranothai P., Parnell J. New taxa and combinations in *Cleistocalyx* and *Syzygium* in Thailand // Kew Bull. 1993. Vol. 48. N 3. P. 589—610.

Christophel D. C., Lys S. D. Mummified leaves of two new species of *Myrtaceae* from the Eocene of Victoria, Australia // Austral. Journ. Bot. 1986. Vol. 34. P. 649—662.

Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. P. 1—157.

Ettingshausen C. Contributions to the Tertiary Flora of Australia // Mem. Geol. Survey New South Wales. Palaeontology. 1888. N 2.

Fontenelle G. B., Costa C. G., Machado R. D. Foliar Anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (*Myrtaceae*) // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1995. Vol. 116. P. 111—133.

Johnson L. A. S., Briggs B. G. Myrtales and *Myrtaceae* — a phylogenetic analysis // Annals Miss. Bot. Garden. 1984. Vol. 71. P. 700—756.

Haron N. W., Moore D. M. The taxonomic significance of leaf micromorphology in the genus *Eugenia* L. (*Myrtaceae*) // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1996. Vol. 120. P. 265—277.

Hill K. D., Johnson L. A. S. Systematic studies in the eucalypts. 7. A revision of the bloodwoods, genus *Corymbia* (*Myrtaceae*) // Telopea. 1995. Vol. 6. N 2—3. P. 185—506.

Hill R. S., Carpenter R. J. Extensive past distributions for major Gondwanic floral elements: macrofossil evidence // Aspects of Tasmanian Botany — A tribute Winifred Curtis, 1991. P. 239—246.

Holmes W. B. K., Holmes F. M., Martin H. A. Fossil *Eucalyptus* remains from the middle Miocene Chalk Mountain formation, Warrumbungle Mountains, New South Wales // Proc. Linn. Soc., N. S. W. 1983. Vol. 106. P. 299—310.

Hyland B. P. M. A revision of *Syzygium* and allied genera (*Myrtaceae*) in Australia // Austral. Journ. Bot., Suppl. Ser. 1983. N 9. P. 1—164.

Johnson L. A. S., Briggs B. G. Myrtales and *Myrtaceae* — a phylogenetic analysis // Ann. Miss. Bot. Garden. 1984. Vol. 71. P. 700—756.

Keating R. C. Leaf histology and its contributions to relationships in the *Myrtales* // Ann. Miss. Bot. Garden. 1984. Vol. 71. P. 801—823.

Khatijah H. H., Culter D. R., Moore D. M. Leaf anatomical studies of *Eugenia* L. (*Myrtaceae*) from the Malay Peninsula // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1992. Vol. 110. P. 137—156.

Klucking E. P. Leaf venation patterns. *Myrtaceae*. Berlin, 1988. Vol. 3. 584 S.

Knobloch E., Konzalova M., Kvaček Z. Die obereozäne Flora der Stare Sedlo — Schichtenfolge in Böhmen (Mitteleurope) // Rozpr. česk. geol. úst. svazek. Praha, 1996. Bd 49. S. 1—260.

Kräusel R. Die paläobotanischen Untersuchungsmethodén. Jena, 1950. 98 S.

Kräusel R., Weyland H. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter I // Palaeontographica, Abteilung B. 1950. Bd 91. H. 1—4. S. 7—92.

Lange R. T. Carpological evidence for fossil *Eucalyptus* and other *Leptospermeae* (subfamily *Leptospermoideae* of *Myrtaceae*) from a tertiary deposit in the South Australian arid zone // Austral. Journ. Bot. 1978. Vol. 26. P. 221—233.

Linsbauer K. Die Epidermis. Handbuch der Pflanzenanatomie. I. Abteilung. 2. Teil: Histologie. Berlin, 1930. Bd 4. 284 S.

MacGinitie H. D. A Middle Eocene flora from central Sierra Nevada // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1941. N 534. P. 1—178.

MacGinitie H. D. Fossil plants of the Florissant beds, Colorado // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1953. N 599. P. 1—188.

MacGinitie H. D. The Eocene Green River flora of nortwestern Colorado and northeastern Utah // California Univ. Publ., Geol. Sc. Vol. 1969. N 83. P. 1—140.

MacGinitie H. D. An early Middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka Volcanic Province, Northwestern Wind River Basin, Wyoming // California Univ. Publ., Geol. Sc. Vol. 1974. N 108. P. 1—103.

Maercker U. Über vermeintliche Poren in Epidermisaußenwänden von *Cocculus laurifolius* und *Camellia japonica* // Zeitschrift Pflanzenphysiologie (früher Ziteschrift für Botanik). 1965. Bd 53. S. 86—89.

Mai D. H. Tertiare vegetationsgeschichte Europas (Vol. 1: Buntsandstein, Vol. 2: Keuper and Index). Jena, 1996. 691 S.

Mai D. H., Walther H. Die obereozänen Floren des Weißelster-Beckens und seiner Randgebiete // Abhandl. Staat. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1985. Bd 33. S. 1—176.

Martin H. E. Changing Cenozoic barriers and the Australian palaeobotanical record // Ann. Miss. Bot. Garden. 1982. Vol. 69. P. 625—667.

Metcalfe C. R., Chalk L., eds. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1. 1500 p.

Metcalfe C. R., Chalk L., eds. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 2nd ed. 276 p.

Mihajlović B. Palaeogene flora of Yugoslavia (a review) // Knobloch E., Kvaček Z., eds. Palaeofloristic and Palaeoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary. Proc. Prague Symposium, 1990. P. 141—146.

Oberhänsli H. Klimatische und ozeanographische Veränderungen in Eozän (climatic and oceanographic changes during the Eocene) // Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellschaft. 1996. Bd 147. H. 3. S. 303—413.

Pacltová B. Zur Frage der Gattung *Eucalyptus* in der bohemischen Kreideformation // Preslia. 1961. Bd 33. S. 113—129.

Pole M. Early Miocene floras from Central Otago, New Zealand // Journ. Royal Soc. New Zealand, 1989. Vol. 19. P. 121—125.

Reid E. M., Chandler M. E. J. The London clay Flora // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, 1933. 561 p.

Rüffle L. Ökologische Bewertung von Kutikularmerkmalen tertiärzeitlicher Blätter // Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Math.-Nat. Reihe. 1964. Bd 13. H. 1. P. 25—46.

Rüffle L., Jähnichen H. Die Myrtaceen im Geiseltal und einigen anderen Fundstellen des Eozan // Eozane Floren des Geiseltales // Abhandl. Zentral. Geol. Inst. Berlin, 1976. Bd 26. S. 308—336.

Schmalhausen J. Beitrage zur Tertiärflora sud-west Russlands // Palaeontol. Abhandl. 1883. Bd 1. H. 4. S. 285—336.

Scott A. J. A revision of *Rhodomyrtus* (*Myrtaceae*) // Kew Bulletin. 1978. Vol. 33. P. 311—329.

Solereder H., Myrtaceae // Systematic Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1908. Vol. 1. P. 350—355; Vol. 2. P. 919—920.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Bot. 1965a. N 4. P. 3—78.

Stace C. A. The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the *Combretaceae*. I. general review of tribal, generic and specific characters // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1965b. Vol. 59. P. 229—252.

Stace C. A. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations // New Phytol. 1966. Vol. 65. P. 304—318.

Stace C. A. Plant Taxonomy and Biosystematics. 2nd ed. L., 1989. 264 p.

Theobald W.. E., Krahulik J. L., Rollins R. C. Trichome description and classification // Metcalfe C. R., Chalk L., eds. Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. Oxford, 1979.

Unger F. Fossile Pflanzenreste aus Neu-Seeland // Novara Expedition Palaeontol. Geol. Theil. 1864. Bd 1. H. 2. S. 1—13.

Uphof J. C. T. Plant hair // Linsbauer K., ed. Encyclopaedia of plant anatomy, Vol. 4, 5. Section Histology, Berlin, 1962. P. 1—206.

Van Wyk A. E., Robbertse P. J., Kok P. D. F. The genus *Eugenia* L. (*Myrtaceae*) in southern Africa: The structure and taxonomic value of stomata // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1982. Vol. 84. P. 41—56.

Vickulin S. V. New London clay-type flora from the middle-Russian upland, European Russia // The Fifth Quadrennial conf. Intern. Org. Paleobot. I. O. P. C. — V (June 30—July 5, 1996, Univ. of California, Santa Barbara, CA, USA). Abstracts (prepared by F. Corsettii and B. H. Tiffney). 1996a. P. 106.

Vickulin S. V. Evolution of Paleogene Angiosperms in European Russia from the perspective of fossil leaves micromorphology // Ibid. 1996b. P. 107.

Vickulin S. V. The Eocene and Early Oligocene floras of Russian plain and their relation to palaeofloras of Central and Western Europe // Abstr. 5th European palaeobot. palynol. conf. Kracow, Poland, 1998a. P. 194.

Vickulin S. V. Excellent preservation of mummified leaves of *Rhodomyrtophyllum* (*Myrtaceae*) in the brown coal deposit of Pasekovo (Middle Russian Upland) and some aspects of evolution of the Angiospermous leaf epidermal pattern // Ibid. 1998b. P. 195.

Vickulin S. V. Palaeogene leaf compressions of myrtaceous affinity from Pasekovo, Middle Russian Upland, southern European Russia // Bot. Journ. Linn. Soc. London, 1999a. Vol. 131. N 1. P. 65—98. (With 92 figures. Article ID: bojl. 1999.0241, available online at http:/www.idealibrary.com).

Vickulin S. V. The Eocene and Early Oligocene floras of Russian Plain and their relation to palaeofloras of Central Europe // Proc. 5th Europ. Palaeobot. Palynol. Conf., June 26—30. 1998. Krakow, Poland. — Acta Palaeobot. Suppl. 2. 1999b. P. 429—445.

Vickulin S. V., Meñez E. G., Yakovleva O. V. Leaf micromorphology of *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 80—88. (English, Russian summary).

Vickulin S. V., Yakovleva O. V. Leaf micromorphology and anatomy of palaeogene *Rhodomyrtophyllum* (*Myrtaceae*) from brow coal flora of Pasekovo, Voronezh oblast' / Проблемы ботаники на рубеже XX—XI вв.: Тез. докл. II (X) съезда РБО (26—29 мая 1998 г., С.-Петербург). Т. 1. 1988. Р. 22.

Vickulin S. V., Zhilin S. G., Yakovleva O. V., Phillips R. C. Early Oligocene seagrass zosteroid leaves from the western part of the Russian Plain // Bot. Journ. 1995. Vol. 80. N 1. P. 3—10. (English with Russian summary).

Walther H. Invasion of arcto-tertiary elements in the palaeogene of Central Europe // Boulter M. C., Fisher H. C., eds. Cenozoic Plants and Climates of the Arctic. NATO ASI Series. 1994. N 127. P. 239—250.

Walther H., Mai D. H. Die obereozänen Floren des Weißelster-Beckens und seiner Randgebiete // Abhandl. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1985. Bd 33. S. 5—260.

Watson R. W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. New Phytologist. 1942. Vol. 41. N 4. P. 223—229.

Wilde V. Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt am Main, 1989. H. 115: S. 1—212.

Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). Part 1: Stomata / In: Metcalfe C. R., Chalk L., eds. Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. Oxford, 1979. P. 97—167.

SUMMARY

Leaf-compressions from Pasekovo, Voronezh oblast', a Late Eocene locality constitute the first record of mummified «paper coal» leaves of myrtaceous affinity in Russia. The fossil leaves are assigned to the organ genus *Rhodomyrtophyllum* Rüffle et Jähnichen (*Myrtaceae*) on the basis of epidermal and venation features. The exceptionally high level of preservation is illustrated by anomo-, anomostauro- and laterocytic stomatal sets including giant stomata, double cuticular rims, trichome bases (scars) and a buttressed structure of the epidermal cell wall (LM, SEM). Leaf structure is mesoxeromorphic. In both Western and Eastern Europe, species of the genus do not post-date the terminal Eocene and are the index-taxa for the middle to late Eocene interval. The newly described Russian species *R. pasekovicum* Vikulin, is considered against the background of British, German, Czech extinct species along with comparisons with possible «nearest living relatives» which include mesoxeromorphic *Eugenia* L., *Syzygium* Garth. *Rhodomyrtus* DC, from South East Asia, Australia and South America. Ancient Tethys-ocean migrational channels may explain European palaeofloristic relations with the Australo-Malesian area during Eocene times. A Later Eocene age is postulated of the Pasekovo palaeoflora in contrast to the early Oligocene age suggested by other authors.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581 : 582.252

© Г. В. Коновалова, М. С. Селина

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ *SPATULODINIUM PSEUDONOCTILUCA* (*DINOPHYTA*) ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ

G. V. KONOVALOVA, M. S. SELINA. LIFE CIRCLE OF *SPATULODINIUM PSEUDONOCTILUCA* (*DINOPHYTA*) FROM THE SEA OF JAPAN

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 31-09-00
E-mail: vpois@mail.primorye.ru
Поступила 12.03.2002

Впервые в отечественной литературе описываются основные стадии сложного жизненного цикла морского вида *Spatulodinium pseudonoctiluca* (*Dinophyta*), исследованного in vivo с помощью световой микроскопии (СМ) по материалам из залива Петра Великого Японского моря.

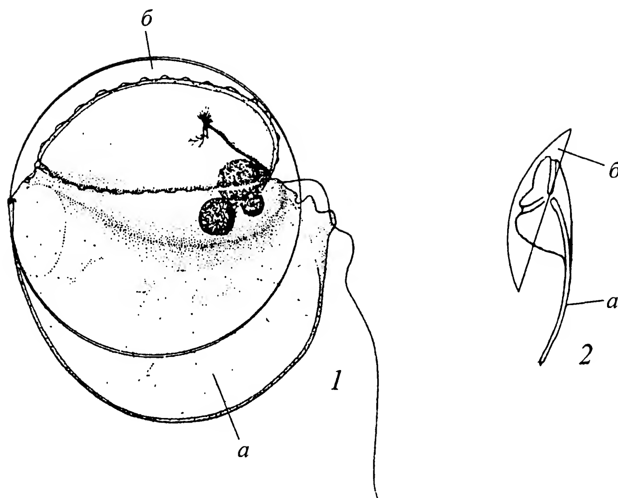
Ключевые слова: *Spatulodinium pseudonoctiluca*, *Gymnodinium pseudonoctiluca*, жизненный цикл, морфология, Японское море.

В начале 1990-х гг. М. С. Селиной в заливах Восток и Амурский (залив Петра Великого) летом были обнаружены несколько экземпляров вида, внешне сходного с *Amphidiniopsis urnaeformis* Gail. Последний был описан Г. И. Гайлом (1950) из района п-ова Петрова Японского моря и отнесен к роду панцирных динофлагеллят. Нам не удалось обнаружить присущих этому роду текальных пластинок ни у живых, ни у фиксированных экземпляров найденного нами вида. Однако мы сочли возможным отождествить его с *A. urnaeformis* и поместить под этим названием, правда под вопросом, в монографии по динофитовым водорослям дальневосточных морей (Коновалова, 1998). Дальнейшие наблюдения над видом показали, что он не имеет отношения к *Amphidiniopsis* Woloszynska так же, как и к беспанцирному роду *Amphidinium* Clap. et Lachm., а является довольно широко распространенным, но редко встречающимся видом *Spatulodinium pseudonoctiluca* монотипного рода *Spatulodinium* (Pouchet) J. et M. Cachon (*Kofoidiniaceae*, *Noctilucales*), ранее известным как *Gymnodinium pseudonoctiluca* Pouchet. Все представители сем. *Kofoidiniaceae* имеют очень сложный, но сходный биологический цикл развития, многие стадии которого были описаны как самостоятельные виды в сем. *Gymnodiniaceae*. J. Cachon и M. Cachon (1968), исследуя морфогенез и биологию представителей *Kofoidiniaceae*, на примере тщательно изученного жизненного цикла видов *Kofoidinium* Pavillard. установили 6 основных стадий, которые проходят виды в процессе своего развития. В течение первых 4 стадий (a, b, c, d) организм, начиная от сравнительно небольшой (35—50 мкм) амфидиниевидной клетки-спороцита, растет, интенсивно питается и размножается вегетативно путем деления пополам в сагиттальной плоскости. Авторы называют его трофонтом. Затем клетка сильно укрупняется и через промежуточную фазу (e) последовательно превращается в спорогенную стадию (f), стадию споронта, морфологически почти ничего общего не имеющего с ювенильными стадиями трофонта.

По данным Cachon и Cachon (1968), в цикле развития одного из видов *Kofoidinium* самые молодые особи (стадия a) появляются, по наблюдениям в культурах, в

результате спорогенетических процессов. Это небольшие (до 35 мкм дл.) гимнодиниоидные клетки (типа *Amphidinium* или *Gymnodinium*) с пояском, лежащим всегда выше экваториальной плоскости. Борозда может доходить до конца клетки, простираясь в передней части в область акробазы. Продольный жгутик почти в 2 раза превышает длину клетки. Ядро крупное, сферическое, занимает большую часть гипосомы. Клетки гетеротрофные. Далее, в быстро растущем организме (стадия b) начинает формироваться радиальная сеть тонких разветвленных анастомозных цитоплазменных каналов, которые проникают в околоядерную зону и своими концами упираются в кутикулярную область, подобно таковым у ночесветки. Внешний вид клетки заметно меняется за счет тургесценции его вакуолярной системы. Эписома выглядит правильно выпуклой, а гипосома спереди принимает вид усеченного конуса. Поясок становится менее глубоким, борозда очень короткой, почти исчезающей. Стадия «с» характеризуется в основном развитием внутренних подкутикулярных волокнистых систем, которые играют важную роль в морфогенезе. Апекс приподнимается в виде гребня, причем он может быть до такой степени быстрорастущим, что порой напоминает антапикальное щупальце почти цилиндрической формы. На дне пояска развиваются скелетные элементы в виде поперечных складочек. Гипосома округляется и на ее поверхности по сагитально-вентральной линии формируется скульптурированная борозда, достигающая антапекса. Клетки двух последних стадий особенно чувствительны к изменению условий среды. Они могут изменяться до неузнаваемости, часто теряют жгутики и округляются до формы молодых ночесветок, еще лишенных щупальца. В таком виде они могут существовать вплоть до установления оптимальных для них условий обитания, медленно возвращаясь в первоначальное состояние. На стадии «d» клетка морфологически меняется незначительно, за исключением того, что она увеличивается в размерах за счет гипосомы. Последняя становится спереди более или менее цилиндрической из-за латерального уплощения организма. На этом этапе в клетке обнаруживается множество пигментированных липидных гранул (характерных для клеток с голозойным типом питания), которые, как полагают Cachon и Cachon (1968), могли быть приняты за хлоропласты, например при описании *Gymnodinium lebourii* Pav. и *G. fulgens* Kof. et Sw. в качестве самостоятельных видов. Переходная стадия (е) отличается морфологическими преобразованиями, которые постепенно придают гимнодиниеподобному организму черты, характерные для зрелых представителей сем. *Kofoidiniaceae*. Радиальные цитоплазменные каналы приобретают тенденцию располагаться вдоль экваториальной плоскости тела. Нижняя часть гипосомы сжимается с боков, в то время как верхняя часть и эписома остаются расширенными, в результате чего вентральная и дорсальная части клетки становятся более выпуклыми. Эти изменения приводят также к четко средневентральному положению пересечения пояска (за счет опускания передней его части) и борозды, а также жгутиков. Борозда простирается на дорсальную часть клетки.

На последнем этапе, стадии споронта (f), происходит приобретение признаков, характерных для видов *Kofoidinium* (см. рисунок). Вначале удлиняется борозда, охватывая в сагиттальной плоскости почти всю гипосому так, что дорсальный конец ее слегка не доходит до пояса. Она как бы растягивает большую часть гипосомы в тонкое крыловидное образование — велум, который, более или менее изгибаясь на правую сторону, делает клетку асимметричной (см. рисунок, *1*, *2*). При этом эписома наклоняется вправо, и концы пояска располагаются под прямым углом. Таким образом, клетка сбоку становится неправильно округлой, а спереди имеет вид лопатки с изогнутой рукояткой (см. рисунок, *1*, *2*). Размер тела значительно возрастает и диаметр велума может достигать 700 мкм. Позже всех образуется раковинка. Она представляет собой очень тонкий (до 0.5 мкм) полукруглый шлем, диаметр которого примерно равен диаметру клетки (≈500 мкм). Совершенно прозрачная раковинка почти не видна в СМ, хотя с помощью фазово-контрастной микроскопии у нее обнаруживается нежная орнаментация. Раковинка прикрепляется с двух диаметрально противоположных сторон при помощи пальцевидных выростов, которые образуются на вентральном и дорсальном концах борозды, и является подвижной по отношению



Внешний вид *Kofoidinium pavillardii* Cachon et Cachon, клетка-споронт (по Cachon et Cachon, 1968).
1 — вид сбоку; *2* — вид с брюшной стороны (*а* — велум, *б* — раковина).

к телу клетки. При нормальном положении клетки она откидывается на правый бок гипосомы, но может накрывать эписому или поворачиваться относительно линии, соединяющей точки ее прикрепления (см. рисунок, *1*, *2*). Cachon и Cachon (1968) высказывают предположение, что эта оригинальная система участвует в сборе пищевых частиц.

Хотя, по наблюдению Cachon и Cachon (1968), споронты всех видов *Kofoidiniaceae* морфологически довольно четко дифференцированы, при стрессовых условиях многие из них преобразуются в трофонты, видовая идентификация которых весьма затруднительна.

Материалом для настоящей статьи послужили многолетние пробы фитопланктона, которые с 1970 по 2001 г. почти ежегодно отбирались в заливах Восток и Амурский залива Петра Великого Японского моря. Исследовались как живые, так и фиксированные пробы. Морфология вида на разных этапах развития была изучена in vivo в естественной среде обитания при помощи световой микроскопии. Приводим его описание начиная с ювенильных стадий трофонта.

Spatulodinium pseudonoctiluca (Pouchet) Cachon et Cachon ex Loeblich et Loeblich, 1969 (см. таблицу-вклейку и рисунок).

Cachon et Cachon, 1968, p. 441, fig. 9, pl. IV, fig. 11; Dodge, 1985, p. 136, fig. 16, D; Sournia, 1986, p. 52, fig. 116, 123; An Illustrated Guide..., 1997, p. 91, fig. 63. — *Gymnodinium pseudonoctiluca* Pouchet, 1885, pro parte, fig. 2—6; Paulsen, 1908, p. 99, fig. 135, non left; Lebour, 1925, p. 44, fig. 12a; Киселев, 1950, с. 101, рис. 166б. — *Amphidiniopsis urnaeformis* (auct. non) Gail: Коновалова, 1998, с. 177, рис. 38, *3а*, табл. V, *1—3*. Non *Gymnodinium pseudonoctiluca* Pouchet in Pavillard, 1921, p. 1—3, figs. 1—6.

На начальных стадиях цикла развития (a, b) клетки относительно небольшие, 75.5—82.5 мкм дл., 35—45 мкм шир., подобны *Amphidinium*, спереди продолговато-овальные, несколько суженные внизу и слабо сжатые латерально; сбоку эллипсоидные (см. таблицу-вклейку, *1—5*). Эписома в виде усеченного или уплощенного конуса, с более или менее вогнутыми боками, составляет примерно 1/4 часть тела. Поясок узкий, восходящий, реже кольцевидный. Концы его на брюшной стороне сходятся в виде буквы «Y» (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). Гипосома большая, примерно в 3 раза больше эписомы, с почти прямыми или слегка выпуклыми боками и уплощенным антапексом. Борозда немного шире пояска, проходит от середины эписомы почти до

антапекса. Оболочка тонкая. Питание гетеротрофное, хлоропласты отсутствуют, но клетка наполнена множеством гранулированных частиц, нередко окрашенных. Ядро округлое, располагается в центре тела, часто окружено скоплением крупных пищевых частиц и вакуолей.

Клетки на стадиях «с» и «d» заметно укрупняются, в основном из-за увеличения гипосомы, и достигают 105—137.5 мкм дл., 50—57.5 мкм шир. Эписома несколько удлиняется за счет вытягивания апекса в цилиндрический щупальцевидный вырост (см. таблицу-вклейку, *6*, *7*, *10*). Бока ее становятся сильно вогнутыми. Под уплотненной оболочкой видна уже хорошо развитая сеть разветвленных цитоплазматических каналов, как у *Noctiluca*.

Переходная фаза (е) характеризуется тем, что нижняя часть гипосомы сжимается латерально, превращаясь затем в более или менее выраженный киль. При этом бока ее растягиваются, расширяясь и округляясь книзу. Поперечно-исчерченная борозда с плотным бордюром простирается сагиттально на спинную сторону и заканчивается почти у пояска. На этой стадии уже отчетливо видно довольно длинное щупальце, выходящее вблизи середины брюшной части тела (см. таблицу-вклейку, *8*, *9*).

Зрелая клетка *S. pseudonoctiluca* (споронт) имеет дисковидное искривленное тело, похожее на ложку или капор, ручка или тесемка которых представлена щупальцем длиной до 120 мкм (см. таблицу-вклейку, *11—14*). Тело организма сбоку округлое, диаметром 98—105 мкм. Эписома представлена узкой изогнутой полоской, окруженной двумя почти параллельно идущими ветвями пояска, причем правая ветвь на треть короче левой. Поясковый желобок почти закрытый, в виде трубки, в которую заключен сильно извилистый поперечный жгутик. Вогнутая часть тела соответствует левому боку и представлена левой поверхностью гипосомы. Велум, образованный сторонами нижней части гипосомы, является сравнительно толстым. Борозда начинается ниже цитостома у выступающего правого конца пояска и идет сагиттально по краю велума на дорсальную сторону, заканчиваясь у основания пальцевидного выроста близи пояска. Продольный жгутик начинается на дне колодца, расположенного позади цитостома, но практически не лежит в борозде, а располагается перпендикулярно вентральной плоскости над щупальцем. Длина его обычно превышает длину тела. Щупальце трубчатое, на конце закругленное, 3—5 мкм в диам., с длиною, равной длине клетки, выходит из углубления у основания борозды; подвижное, но не сокращающееся. Раковинка полусферическая, с диаметром, примерно равным таковому клетки, очень тонкая, без малейшей скульптурной орнаментации, что затрудняет ее обнаружение. Обычно она покрывает правый бок клетки, но не прилегает к нему. Цитоплазма чаще окрашенная, хлоропласты отсутствуют, но нередко наблюдаются многочисленные липидные гранулы (?) бурого цвета.

В пробах изредка отмечены округлые клетки с отчетливо выступающим апексом, представляющие собой, возможно, формы, переходные между споронтом и трофонтом (см. таблицу-вклейку, *15*).

Вид, вероятно, неритический, умеренно тепловодный, описан из северо-восточной Атлантики (Pouchet, 1885). Найден в Средиземном море, у берегов Кореи (Sournia, 1986) и во Внутреннем Японском море (An Illustrated..., 1997). В морях России точных указаний о его находках нет. И. А. Киселев (1950) указывает его в Северном Ледовитом океане, но не конкретизирует, где именно он был найден, и не дает оригинального рисунка. Y. Okolodkov (1998) отмечает сомнительное его обнаружение в Карском море. По данным Л. М. Теренько (личное сообщение), некоторые стадии этого вида типа *Amphidinium* найдены в июне 2001 г. в Одесском заливе Черного моря.

В заливе Петра Великого Японского моря экземпляры *S. pseudonoctiluca* на стадиях трофонта изредка встречались в открытой части залива летом (июнь, залив Восток) и осенью (октябрь, Амурский залив) при температуре воды 15—17 °С и низкой плотности популяции — не более 10—15 кл./л. Взрослые экземпляры (спороны) были встречены однажды вместе с ювенильными особями в июне на глубине 10—30 м в открытой части Амурского залива.

Род *Spatulodinium* имеет значительное сходство на всех стадиях развития, в особенности на стадиях трофонта, с родом *Kofoidinium* (Cachon et Cachon, 1968). Однако *Spatulodinium* отличается от *Kofoidinium* наличием длинного подвижного вентрального щупальца (см. таблицу-вклейку, *11—14*). Причем, по нашим наблюдениям, последнее наблюдается не только у зрелой клетки — споронта, но и на последних (переходных) стадиях трофонта. Молодые вегетативные клетки *Spatulodinium* также можно отличить от таковых *Kofoidinium* по более или менее выраженному восходящему (вправо завитому) или кольцевидному пояску, тогда как у представителей последнего он нисходящий. Род *Spatulodinium* отличается и экологией. По данным Cachon и Cachon (1968), он, вероятно, неритический, в то время как другие роды *Kofoidiniaceae*, скорее, батипелагические.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-96905) и (Программы РАН) «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3—177.
Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы. М.; Л., 1950. 279 с.
Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.
An illustrated guide to marine plankton in Japan / Eds. M. Chihara, M. Murano. Tokyo. 1997. 1574 p.
Cachon J., Cachon M. Contribution a l'etude des Noctilucidae Saville-Kent. I. Les Kofoidininae Cachon J. et M. Evolution morphologique et systematique // Protistologica. 1968. Vol. 3. N 4. P. 427—444.
Dodge J. D. Marine dinoflagellates of the British Isles. London, 1985. 303 p.
Lebour M. V. The Dinoflagellates of the northern seas. Plymouth, 1925. 250 p.
Loeblich A. R., jr., Loeblich A. R. III Index to the genera, subgenera and section of the Pyrrhophyta // J. Palaeontol. 1969. Vol. 43. N 1. P. 193—198.
Okolodkov Y. B. A checklist of dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas // Sarsia. 1998. Vol. 83. N 4. P. 267—292.
Paulsen O. Peridiniales. Nordisches Plankton. Kiel, 1908. Vol. 8. N 18. 124 p.
Pavillard J. Sur les *Gymnodinium pseudonoctiluca* Pouchet. // C. R. Acad. Sc. 1921. N 172. P. 868—870.
Pouchet G. Nouvelle contribution a l'histoire des Peridiniens marins // J. Anat. Physiol. 1885. Vol. 21. N 1. P. 28—88.
Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 1. Introduction, Cyanophycees, Dictyochophycees et Raphydophycees. Paris, 1986. 219 p.

SUMMARY

The dinoflagellate *Spatulodinium pseudonoctiluca* was found in Peter the Great Bay, the Sea of Japan. This is the first record of the genus *Spatulodinium* in the Far Eastern seas of Russia. The morphology of some stages of the life cycle is described.

УДК 582.33(470.111)

Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© Н. А. Константинова,[1] О. В. Лавриненко [2]

К ФЛОРЕ *HEPATICAE* НЕНЕЦКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА (СЕВЕРО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ)

N. A. KONSTANTINOVA, O. V. LAVRINENKO. ON FLORA OF *HEPATICAE* OF THE NENETS AUTONOMOUS AREA (ARKHANGELSK REGION, NORTH-EASTERN EUROPEAN RUSSIA)

[1] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН
184256 Кировск-6 Мурманской обл.
Факс (81531)53007
E-mail nadya_k@aprec.ru
[2] Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Сыктывкар
Поступила 24.12.2001

Приводится список 53 видов *Hepaticae*. *Calycularia laxa* указывается впервые для Европы, *Lophozia pellucida* — для европейской части России, 11 видов — Архангельской обл. и 7 видов — для Ненецкого национального округа. Остальные виды были известны в Ненецком национальном округе из единичных местонахождений.

Ключевые слова: *Hepaticae*, распространение, редкие виды, Архангельская обл., Ненецкий национальный округ.

Флора печеночников Архангельской обл. изучена очень слабо. Сведения о печеночниках этого края имеются в публикации Р. Р. Поле (1915), нескольких статьях по флоре северных островов и архипелагов (Арнелль, 1948; Жукова, 1973), а также в работах А. Л. Жуковой и др. (1981), Й. Вани, М. С. Игнатова (1993) и Н. А. Константиновой (1990).

В ходе геоботанических работ в 1997—2000 гг. на территории Большеземельской и Малоземельской тундр О. В. Лавриненко были собраны печеночники (около 100 образцов), среди которых выявлены один новый для Европы и несколько новых для Архангельской обл. видов. Многие из собранных видов не были известны для Ненецкого автономного округа. Учитывая скудность сведений о печеночниках Архангельской обл., наряду с новыми и редкими считаем целесообразным также перечислить все найденные виды.

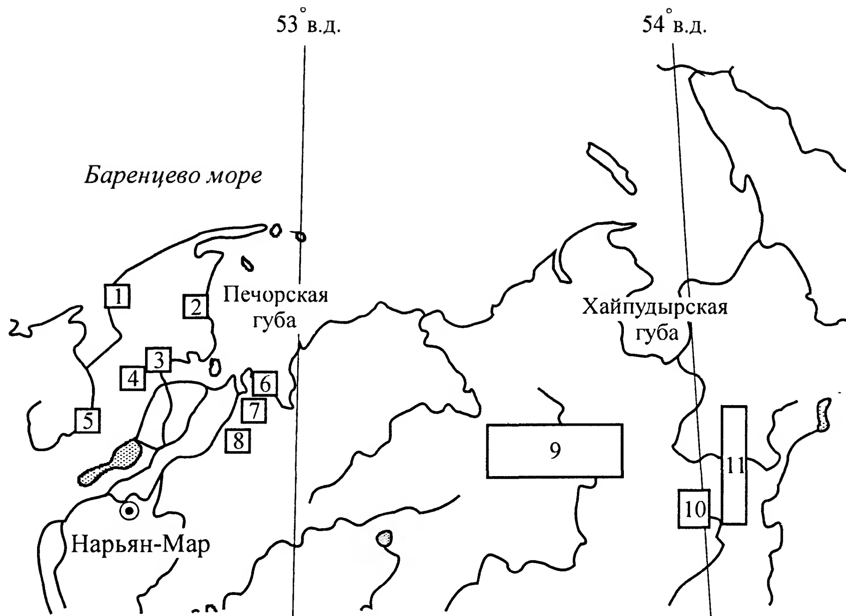
Бóльшая часть сборов сделана в районах, прилегающих к дельте р. Печора, остальные — в центральной части Большеземельской тундры (см. рисунок).

Краткая характеристика пунктов сбора

Малоземельская тундра: 1 — Тиманский берег, восточное побережье оз. Песчанка-То и правый берег вытекающей из него р. Песчанка (68°45′—49′ с. ш., 53°06′—15′ в. д.); 2 — Захарьин берег, окр. оз. Хабуйкато и р. Хабуйкасё (68°31′—33′ с. ш., 53°50′—54′ в. д.); 3 — бассейн р. Седуйяха в среднем и нижнем течении (68°22′—23′ с. ш., 53°14′—18′ в. д.); 4 — северная часть Ненецкой гряды (68°19′—24′ с. ш., 53°03′—09′ в. д.), являющейся конечной мореной Уральского ледника; 5 — срединная часть бассейна р. Нерута, впадающей в Колоколкову губу (67°50′—68°03′ с. ш., 52°19′—35′ в. д.).

Большеземельская тундра: 6 — оконечность п-ова Болванский (68°10′—18′ с. ш., 54°25′—35′ в. д.); 7 — бассейн р. Ортина в нижнем течении (67°55′—57′ с. ш., 54°00′—10′ в. д.); 8 — бассейн р. Ортина в среднем течении, в месте впадения в нее ручья Варгашор (67°49′—51′ с. ш., 53°58′—54°05′ в. д.); 9 — верховья рек Уреръяха и Юнъяха (67°40′—55′ с. ш., 57°40′—58°57′ в. д.), группа месторождений Центрально-Хореверской провинции; 10 — верховья р. Колвавис (67°30′—35′ с. ш., 59°23′—26′ в. д.), месторождения Колвинского блока; 11 — верховья р. Хоседаю и срединная часть бассейна р. Море-Ю (67°20′—68°00′ с. ш., 60°27′—35′ в. д.), месторождения Вала Гамбурцева.

В системе ботанико-географического районирования перечисленные районы расположены в пределах полосы крупноерниковых тундр (район 10 и южная часть района 11) и полосы мелкоерниковых тундр (районы 3—5, 7, 8, 9 и северная часть района 11) подзоны южных тундр, а также в подзоне типичных тундр (1, 2 и 6). Особенностью районов 7 и 8 является наличие песчаных обнажений большой площади (до 0.5 км²), присутствие березовых (*Betula tortuosa* Ledeb.) редколесий и еловых (*Picea obovata*



Картосхема исследованных районов Большеземельской и Малоземельской тундр.
Цифрами обозначены районы исследования, описание которых приводится в тексте.

Ledeb.) островков. Происхождение ельников, приуроченных к песчаным обнажениям на плакорах, связано с периодом термического оптимума голоцена.

В районах 9—11 печеночники собирались только на площадках около буровых скважин вышеперечисленных нефтяных месторождений. Буровые работы в этих районах проводились в 1984—1992 гг., и площадки скважин находятся на разных стадиях зарастания.

Список печеночников, включащий 53 вида, приведен в алфавитном порядке. Латинские названия видов даны в основном по: Konstantinova et al., 1992. Ряд видов не удалось определить точно в основном из-за скудности имеющегося материала и/или отсутствия периантиев. Тем не менее мы сочли полезным привести эти виды под «cf.», чтобы обратить на них внимание, поскольку они представляют определенный интерес с фитогеографической точки зрения. Печеночники, новые для Ненецкого автономного округа, отмечены знаком «*», новые для Архангельской обл. — «**», первое указание для Европы — «***». Гербарные номера (номера, под которыми виды внесены в электронную базу данных гербария Полярно-альпийского ботанического сада, KPABG) и даты сбора приводятся только для новых и редких в регионе видов.

Образцы хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада (KPABG).

*1. *Aneura pinguis* (L.) Dumort. — 9: площадка скважины, находящаяся на редкоивняково-пушицево-осоково-моховой стадии зарастания.

2. *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis. — 6: мелкоерниковая кустарничково-лишайниковая тундра с маленькими пятнами-медальонами, на суглинистом пятне.

*3. *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske — 8: еловый реликтовый останец на бугре высотой 5—6 м посреди выположенного песчаного обнажения (01 VII 1999, № 100291).

4. *B. hatcheri* (A. Evans) Loeske — 8: ельник кустарничково-зеленомошный, обрамляющий верхнюю часть коренного берега р. Ортина; 5: еловый островок с травяно-кустарничково-моховым покровом на краю песчаного обнажения.

5. *Blasia pusilla* L. — 9 и 11, площадки скважин, находящиеся на мохово-пушицево-злаковой и разнотравно-мохово-злаковой стадиях зарастания. В чистых ковриках или в смеси с другими печеночниками. Этот широко распространенный почти космополитный вид приводился из Архангельской обл. только для Пинежского заповедника (Ваня, Игнатов, 1993) и побережья Белого моря (Поле, 1915).

6. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. — 1: крупнополигональная пятнистая кустарничково-лишайниковая тундра, на пятне; 6: пятнистая редкоивняково-ерниковая травяно-кустарничково-лишайниково-моховая тундра на суглинке, на пятне. Везде в смеси с другими печеночниками.

***7. *Calycularia laxa* Lindb. et Arnell — 6: обрывистый торфяной берег в 500 м от метеостанции со стороны Болванской губы (19 VII 2000, № 100305). Плотные ковры с преобладанием антеридиальных растений и примесью женских растений. Вид хорошо отличается от внешне сходных видов рода *Moerckia* формой чешуек при основании псевдопериантия. Чешуйки у *Calycularia* линейные или шиловидные, в основании в 2—5 клеток шириной, беспорядочно разбросанные по слоевищу, в то время как у *Moerckia* они листовидные, широкие и сросшиеся в основании. Хорошим отличительным признаком является наличие у *Calycularia* брюшных шиловидных (в основании в 2 клетки шириной) чешуек. У видов из родов *Moerckia* и *Pellia* обычно представлены только 2- или многоклеточные, шириной в 1 клетку волоски, концентрирующиеся только вблизи точки роста.

Calycularia laxa — нередкий арктический сибирско-западноамериканский вид (Константинова, 2000) ранее не был известен в Европе. Представляется вполне возможным, что нахождение вида на берегу Болванской губы (Баренцево море) является следствием постепенного продвижения вида на запад, происходившего в послеледниковое время «step by step». Ближайшие местонахождения этого печеночника сосредоточены на п-ове Ямал, где он нередок (Potemkin, 1993). Скорее всего в ходе дальнейшего обследования севера Архангельской обл. будут найдены новые точки нахождения вида (промежуточные ступени). Является ли таксон самостоятельным видом или только разновидностью древнего преимущественно восточно-азиатского вида *Calycularia crispula*, остается пока неясным и требует дальнейшего исследования (Schuster, Konstantinova, 1996).

8. *Calypogeia neesiana* (C. Massal. et Carestia) Müll. Frib. — 2: воронично-кладониево-цетрариевая тундра (немного с *Schistochilopsis incisa*, *Cephalozia lunulifolia*, *Sphenolobus minutus* и *Cephalozia bicuspidata*).

9. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. — 2, 5, 9, 11: в тундрах, на обрывистых берегах рек, на площадках буровых скважин, обычно в смеси с другими печеночниками (*Tritomaria quinquedentata*, *Blasia pusilla*, *Cephalozia pleniceps*, *Scapania hyperborea*, *S. obcordata*, *Solenostoma confertissimum*, *Schistochilopsis incisa* и др.).

10. *C. leucantha* Spruce — 1: кустарничково-лишайниковое сообщество на буграх в плоскобугристо-мочажинном комплексе. В смеси с *Cephalozia lunulifolia* и *Orthocaulis binsteadii*.

11. *C. lunulifolia* (Dumort.) Dumort. — 1: осоково-сфагновое сообщество, в мочажинах и кустарничково-лишайниковое сообщество на буграх плоскобугристо-мочажинного комплекса; 2: воронично-кладониево-цетрариевая тундра.

12. *C. pleniceps* (Austin) Lindb. — 9: площадка буровой скважины, находящейся на мохово-пушицево-злаковой стадии зарастания. Примесь в куртинах с *Blasia pusilla*.

13. *Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn. — 11: разнотравно-мохово-злаковая стадия зарастания площадки буровой скважины, немного в смеси с *Blasia pusilla*.

14. *C.* cf. *subdentata* Warnst. — 9: редкоивняково-пушицево-осоково-моховая стадия зарастания площадки буровой скважины, в куртинах с *Lophozia excisa* и *Aneura pinguis*.

15. *C.* cf. *uncinata* R. M. Schust. — 9: мохово-пушицево-осоково-злаковое сообщество на площадке буровой скважины, в смеси со *Scapania tundrae*.

16. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. — 1: крупнополигональная кустарничково-лишайниковая тундра, на блюдцеобразном пятне; 7: кустарничково-лишайниковая тундра; 9 и 11: мохово-пушицево-злаковая и разнотравно-мохово-злаковая стадии зарастания площадок буровых скважин.

**17. *Gymnomitrion apiculatum* (Schiffn.) Müll. Frib. — 6: пятнистая осоково-кустарничково-лишайниковая тундра в окр. оз. Нижнебородатое (18 VII 2000, № 100332). Широко распространенный арктомонтанный вид (Константинова, 2000), вероятно пропускающийся при сборах и определении. Скорее всего, в ходе дальнейшего изучения печеночников Ненецкого автономного округа будет выявлен неоднократно.

18. *G. concinnatum* (Lightf.) Corda — 6: травяно-кустарничково-лишайниковая тундра с суглинистыми пятнами-медальонами на вершине мезохолма в окрестностях метеостанции (15 VII 1999, № 100334). Ранее был известен в Архангельской обл. только с Земли Франца-Иосифа (Жукова, 1973). Вероятно, нередок и в материковой части области.

*19. *Isopaches bicrenatus* (Schmid. ex Hoffm.) H. Buch — 7: реликтовый еловый останец с травяно-кустарничковым напочвенным покровом (05 VII 2000, № 100304). Очень мелкий печеночник, который легко пропустить при сборах.

20. *Jungermannia* cf. *polaris* Lindb. — 6: пятнистая кустарничково-моховая тундра на морской террасе со стороны Болванской губы, на суглинистом пятне (21 VII 2000, № 100335) и песчаный берег Болванской губы; единичными экземплярами на почве вместе с *Lophozia personii* и *L. pellucida* (19 VII 2000, № 100296).

21. *Leiocolea collaris* (Nees) Schljakov — 6: на песчаном субстрате обрывистого берега Болванской губы и на суглинистых пятнах-медальонах в редкоивняковой травяно-кустарничково-моховой тундре, вместе с другими кальцефильными печеночниками *Preissia quadrata*, *Lophozia perssonii* и *Leiocolea badensis*. Ранее был известен в Архангельской обл. только с Земли Франца-Иосифа (Жукова, 1973).

22. *L. badensis* (Gottsche) Joerg. — 6: на песчаном субстрате обрывистого берега Болванской губы и на суглинистых пятнах-медальонах в кустарничково-моховой тундре. Указывалась в Архангельской обл. для Пинежского заповедника (Ваня, Игнатов, 1993) и Новой Земли (Арнелль, 1948), но, вероятно, нередка в местах с повышенным содержанием доступного кальция в субстратах.

23. *L. heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) H. Buch — 1: крупнополигональная кустарничково-лишайниковая тундра с блюдцеобразными пятнами; 6: суглинистые пятна-медальоны в пятнистой кустарничково-лишайниково-моховой тундре. Везде в смеси с другими печеночниками (*Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum* и *Tritomaria quinquedentata*).

24. *Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort. — 9: редкоивняково-мохово-злаковая; 11: мохово-пушицево-злаковая стадии зарастания площадок буровых скважин. Везде как примесь к другим видам рода *Lophozia*.

*25. *L. longiflora* (Nees) Schiffn. — 5: в приручейном ивняке; 9, 10 и 11: площадки буровых скважин, находящиеся на различных стадиях зарастания.

*26. *L. perssonii* H. Buch et S. W. Arnell — 6: песчаный берег Болванской губы (19 VII 2000, № 100296); 9: площадка буровой скважины на мохово-пушицево-злаковой стадии зарастания, вместе с другими кальцефильными печеночниками *Preissia quadrata*, *Leiocolea badensis* и *L. collaris* (27 VII 2000, № 100294). Очень мелкий печеночник, очевидно пропускаемый при сборах и определении.

**27. *L. pellucida* R. M. Schust. — 6: песчаный берег Болванской губы; единичными экземплярами на почве вместе с *Lophozia perssonii* и *Jungermannia* cf. *polaris* (19 VII 2000, № 100296). Этот вид отличается от внешне сходной *Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort. двудомностью, более крупными размерами клеток листа (35—40 до 45 мкм шир. в середине листа) и выводковых почек (25—28 мкм), цветом выводковых почек (от бледно-зеленых до желтых и желто-оранжевых, сходных по цвету с

верхушками несущих их листьев) и всего растения (прозрачно- или бледно-зеленое), а также экологией (кальцефил). Первое указание для европейской части России. В Европе ранее был известен только из одной точки в северной части Швеции и одной точки в северной части Новергии (Söderström, 1995). Малоизвестный почти циркумполярный кальцефильный арктический вид (Schuster, 1969; Константинова, 2000).

**28. *L. ventricosa* (Ducks.) Dumort. var. *confusa* R. M. Schust. — 5: нивальный склон; 9 и 11: площадки скважин на редкоивняково-мохово-злаковой стадии зарастания. Один из самых распространенных в области видов.

29. *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff — 5: на песчаном обрыве к р. Нерута, вместе с *Plectocolea hyalina*; 6: обрывистый берег Болванской губы в 500 м от метеостанции, на торфе.

**30. *Marsupella sprucei* (Limpr.) Bernet — 6: пятнистая осоково-кустарничково-лишайниковая тундра в окр. оз. Нижнебородатое, в смеси с *Cephalozia bicuspidata* и *Gymnomitrion apiculatum* (18 VII 1999, № 100332); 7: реликтовый еловый останец с травяно-кустарничковым напочвенным покровом, единичные экземпляры среди *Protolophozia debiliformis* (05 VII 2000, № 100304). Очень мелкий печеночник с циркумполярным распространением, встречающийся обычно в небольшом количестве (отдельными экземплярами среди других мохообразных), поэтому, возможно, пропускаемый при сборах и определении.

**31. *Nardia breidleri* (Limpr.) Lindb. — 6: мелкоерниковая кустарничково-лишайниковая тундра с пятнами-медальонами на суглинке. Немного растений со спорогонами в куртинах с преобладанием *Anthelia juratzkana* (21 VII 2000, № 100330); 11: мохово-пушицево-злаковое сообщество на площадке буровой скважины. Немного в смеси с другими печеночниками (*Blasia pusilla*, *Tritomaria quinquedentata*, *Solenostoma confertissimum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Nardia geoscyphus*; 06 VIII 2000, № 100282). Арктомонтанный вид, известный в России из Мурманской обл. где местами нередок, нескольких точек в республике Коми (Поле, 1915; Железнова, 1985) и нескольких местонахождений в Сибири и на Камчатке (Константинова, 2000). Очень мелкий печеночник, скорее всего, часто пропускаемый при сборах.

**32. *N. geoscyphus* (De Not.) Lindb. — 11: мохово-пушицево-злаковое сообщество на площадке буровой скважины, единичные экземпляры в смеси с другими печеночниками (см. предыдущий вид: 06 VIII 2000, № 100282). Арктомонтанный, довольно широко распространенный (особенно в приокеанических районах) вид (Константинова, 2000).

33. *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) H. Buch — 1 и 2: кустарничково-лишайниковое сообщество на буграх плоскобугристо-мочажинных комплексов; 6: редкоивняковая крупнопятнистая кустарничково-моховая тундра на суглинке и кочковатая пушицево-кустарничково-моховая тундра в окрестностях метеостанции; пятнистая осоково-кустарничково-лишайниковая тундра в окр. оз. Нижнебородатое.

34. *O. floerkei* (F. Weber et D. Mohr) H. Buch — 5: реликтовый еловый останец, приуроченный к песчаному обнажению; 10: мохово-злаковое сообщество на площадке буровой скважины. Ранее указывался в Архангельской обл. только для п-ова Канин (Константинова, 1990).

35. *O. kunzeanus* (Huebener) H. Buch — 3: крупнополигональная кустарничково-лишайниковая тундра на песчаном субстрате; 5: нивальный склон и реликтовый еловый островок, приуроченный к песчаному обнажению; 9: площадка буровой скважины на редкоивняково-мохово-злаковой стадии зарастания.

36. *O. quadrilobus* (Lindb.) H. Buch — 6: низкорослый разреженный осоково-моховой ивняк в окрестностях метеостанции.

37. *Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. — 5: торфяной обрыв к р. Нерута.

**38. *Plectocolea hyalina* (Lyell) Mitt. — 5: песчаный обрыв к р. Нерута (10 VIII 2000, № 100300); 11: мохово-пушицево-злаковое сообщество на площадке

буровой скважины. Единичными экземплярами в смеси с другими печеночниками нарушенных участков (*Blasia pusilla*, *Solenostoma confertissimum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Nardia breidleri* и *Nardia geoscyphus*; 06 VIII 2000, № 100282). Арктобореальномонтанный циркумполярный вид, вероятно пропускаемый при сборах и определении.

39. *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle — 5: нивальный склон.

*40. *Preissia quadrata* (Scop.) Nees — 6: берег Болванской губы, на песке (19 VII 2000, № 100296).

**41. *Protolophozia debiliformis* (R. M. Schust.) Konstantinova — 7: реликтовый еловый останец с травяно-кустарничковым напочвенным покровом. Чистый плотный ковер с единичными вкраплениями *Isopaches bicrenatus* и *Marsupella sprucei* (05 VII 2000, № 100304). Сравнительно недавно описанный малоизученный арктический таксон (Константинова, 2000).

42. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe — все районы, различные типы тундр.

43. *Scapania hyperborea* Joerg. — 9: мохово-пушицево-злаковое сообщество на площадке буровой скважины, в смеси с *Blasia pusilla*, *Cephalozia bicuspidata*, *C. pleniceps*, *Gymnocolea inflata* и *Tritomaria quinquedentata*.

44. *Scapania irrigua* (Nees) Nees — 9 и 11: площадки буровых скважин, находящиеся на редко-ивняково-пушицево-осоково-моховой и редкоивняково-мохово-злаковой стадиях зарастания.

**45. *S. obcordata* (Berggr.) S. W. Arnell — 5: торфяной обрыв к р. Нерута; районы 9 и 11: площадки буровых скважин, находящиеся на разнотравно-моховозлаковой и мохово-осоково-пушицево-злаковой стадиях зарастания. Везде в смеси с другими печеночниками. Очень мелкий и трудноопределяемый таксон, возможно пропускаемый при сборах и определении.

46. *S. paludicola* Loeske et Müll. Frib. — 9 и 11: площадки буровых скважин, находящиеся на мохово-злаковой и ивняково-осоково-злаково-моховой стадиях зарастания.

47. *S. tundrae* (Arnell) H. Buch — 9: площадки буровых скважин, находящиеся на мохово-пушицево-осоково-злаковой стадии зарастания.

*48. *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konstantinova — 2: воронично-кладониевоцетрариевая тундра; 5: на торфяном обрыве к р. Нерута; 8: ерник морошково-моховый.

**49. *S. opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstantinova — 9: редкоивняково-пушицево-осоково-моховое сообщество на площадке буровой скважины, единичными экземплярами (с периантиями) среди *Scapania irrigua* (17 VIII 2000, № 100307). Арктомонтанный вид, трудно отличимый от *Schistochilopsis incisa* и рассматривающийся иногда как его разновидность (Paton, 1999). Скорее всего, нередок на севере Архангельской обл.

**50. *Solenostoma confertissimum* (Nees) Schljakov — 5: на торфяном обрыве к р. Нерута (10 VII 2000, № 100301); 11: на площадке буровой скважины с мохово-пушицево-злаковым покровом, единичными экземплярами среди других печеночников (06 VIII 2000, № 100282).

51. *S. sphaerocarpum* (Hook.) Steph. — 11: площадка буровой скважины на разнотравно-мохово-злаковой стадии зарастания, немного в куртинах с *Blasia pusilla* и другими печеночниками (05.08.00, № 100306). В Архангельской обл. был известен только с о-ва Колгуев (Поле, 1915).

52. *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr. — 1: крупнополигональная кустарничково-лишайниковая тундра с блюдцеобразными пятнами; 2: редкоивняково (*Salix reptans*)-воронично-морошково-сфагновое сообщество и воронично-кладониево-цетрариевая тундра; 6: на суглинистых пятнах-медальонах в пятнистой кустарничково-лишайниково-моховой тундре.

53. *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) H. Buch — 1: крупнополигональная кустарничково-лишайниковая тундра с блюдцеобразными пятнами, покрытыми криптогамными корочками; 2: ивняк разнотравно-моховый; 4: ерник кустарничково-моховый; 9: мохово-пушицево-злаковое сообщество на площадке буровой скважины.

Многие из перечисленных в статье печеночников (*Aneura pinguis*, *Barbilophozia barbata*, *Isopaches bicrenatus*, *Lophozia longiflora*, *L. perssonii*, *Preissia quadrata*, *Schistochilopsis incisa*) были известны ранее в Архангельской обл. только из Пинежского заповедника (Ваня, Игнатов, 1993), несколько печеночников (*Blasia pusilla*, *Calypogeia neesiana*) приводились также для среднего течения р. Сулы (Малоземельская тундра) (Жукова и др., 1981). Ряд видов (*Gymnomitrion concinnatum*, *Jungermannia polaris*, *Leiocolea badensis*, *L. collaris*, *Lophozia excisa*) были найдены ранее в Архангельской обл. в Пинежском заповеднике и на островах Северного Ледовитого океана (Арнелль, 1948; Жукова, 1973). Все они довольно обычные, преимущественно арктобореальномонтанные, арктомонтанные, а также бореальные и монтанные виды с циркумполярными ареалами, которые, скорее всего, нередки в Архангельской обл. Очевидно, что дальнейшее изучение флоры печеночников северо-востока Европы приведет к новым интересным находкам.

Благодарности

Авторы признательны инженерам Института биологии Коми НЦ Т. А. Коданевой и Н. Н. Зайкаловой за помощь в сборе и обработке части материала, а также В. А. Бакалину за определение некоторых видов из рода *Lophozia*.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-04-48874).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнелль З. Печеночные мхи, собранные на Новой Земле и Вайгаче. О. Экстам в 1901—1902 гг. // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 254.

Ваня Й., *Игнатов М. С.* Печеночники Пинежского заповедника (Архангельская область) и общий очерк его бриофлоры // Бюл. Гл. бот. сада. 1993. Вып. 167. С. 29—35.

Железнова Г. В. Флора мохообразных Среднего Тимана / Коми филиал АН СССР. Сыктывкар, 1985. 124 с. Деп. в ВИНИТИ 5.11.1985. № 7737-В.

Жукова А. Л. Флористический анализ печеночных мхов (*Hepaticae*) Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 4. С. 528—539.

Жукова А. Л., *Грибова С. А.*, *Юрковская Т. К.* Печеночные мхи в районе среднего течения р. Сулы (Малоземельская тундра) // Новости систематики низших растений. 1981. Т. 18. С. 208—212.

Константинова Н. А. К флоре печеночников севера Архангельской области (по сборам Ф. И. Рупрехта, 1841 г.) // Ботанические исследования за полярным кругом. Кировск, 1990. С. 92—97.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 29—94.

Поле Р. Р. Материалы для познания растительности северной России. I. К флоре мхов северной России // Тр. Импер. бот. сада. 1915. Т. 33(1). 148 с.

Konstantinova N. A., *Potemkin A. D.*, *Sohlakov R. N.* Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). P. 87—127.

Paton J. A. The liverwort flora of the British Isles. Harley Books. 1999. 626 p.

Potemkin A. D. The Hepaticae of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Schuster R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meredian. New York, London, 1969. Vol. 3. 880 p.

Schuster R. M. The Hepaticae of South Greenland // Nova Hedwigia. 1988. Vol. 92. P. 1—255.

Schuster R. M., *Konstantinova N. A.* Studies on the distribution of critical arctic/subarctic *Hepaticae* with special reference to taxa found in Russia // Lindbergia. 1996. Vol. 21. P. 26—48.

Söderström L. Preliminary distribution maps of Bryophytes in Norden. *Hepaticae* and *Anthocerotae*. Trondheim, 1995. Vol. 1. 51 p.

SUMMARY

The annotated list of hepatics collected in the Nenets Autonomous Area (Arkhangelsk Region, north-eastern European Russia) includes 53 species. *Calycularia laxa* Lindb. et Arnell is recorded for the first time in Europe and *Lophozia pellucida* R. M. Schust. for the first time in the European Russia. Records of 11 species are new for the Arkhangelsk Region and 7 are new for the Nenets Autonomous Area. Many of the recorded species were known before in the Arkhangelsk Region from single localities only.

УДК 582.842.2:581.4 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© А. Б. Безделев

О СПОСОБНОСТИ К ОБРАЗОВАНИЮ КОРНЕВЫХ ОТПРЫСКОВ У *VIOLA SELKIRKII* (*VIOLACEAE*)

A. B. BEZDELEV. ON SOBOLIFERANCE OF *VIOLA SELKIRKII* (*VIOLACEAE*)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232)310-193
E-mail: botany@eastnet.febras.ru
Поступила 28.12.2001

На российском Дальнем Востоке (Приморский край) у циркумполярного лесного вида *Viola selkirkii* выявлена факультативная корнеотпрысковость.
Ключевые слова: *Viola selkirkii*, корнеотпрысковость.

Феномен образования корневых отпрысков — явление сравнительно редкое, известное в основном для древесных растений. Реже оно встречается и у травянистых видов. Проявляясь в образовании почек возобновления на придаточных корнях, корнеотпрысковость усиливает способность вида к вегетативному размножению, повышает его жизнеспособность и способствует активному захвату территории (Высоцкий, 1915; Рысин, Рысина, 1987, и др.). Среди травянистых растений Дальнего Востока России явление корнеотпрысковости отмечено у 21 вида из 15 родов и 12 семейств, филогенетически довольно далеких друг от друга. По нашим данным, наибольшее распространение описываемое явление получило в роде *Euphorbia*, где оно встречается у 4 видов. В родах *Acetosella* и *Campanula* корнеотпрысковость известна у 2 представителей. Для некоторых видов это постоянный признак (*Acetosella vulgaris* (Koch) Fourr., *Euphorbia waldstenii* (Soják) Czer.), для других — факультативный: *Campanula glomerata* L. (Писковацкова, 1980), *Taraxacum officinale* Weber (Ермакова, 1990). У фиалок корнеотпрысковость впервые была отмечена для *Viola mirabilis* L. (Смирнова, Кагарлицкая, 1972), а позднее для *Viola extremiorientalis* Worosch. et N. S. Pavlova (Безделева, 1993). Таким образом, по литературным данным, корнеотпрысковость в роде *Viola* выявлена у 2 видов. Для остальных 44 видов дальневосточных фиалок (Безделева, 1987) этот признак не отмечался.

В результате полевых исследований в Уссурийском заповеднике и Ботаническом саде-институте ДВО РАН, проведенных в 2000 г., было установлено наличие факультативной корнеотпрысковости у *Viola selkirkii* (см. рисунок). Этот циркумполярный вид из секц. *Violidium* распространен в Скандинавии, Центр. и Вост. Европе, Зап. и Вост. Сибири, в Китае, Японии и Сев. Америке. На российском Дальнем Востоке он встречается в Приморском и Хабаровском краях, восточной части Амурской обл., на юге Сахалина, на Курильских островах, п-ове Камчатка и юге Магаданской обл. Произрастает в основном в хвойно-широколиственных, а также встречается в тенистых хвойных лесах. Отмечается для дубняков, ольховников, березняков, зарос-



Viola selkirkii Pursh ex Goldie.

а — корневище, *б* — придаточные корни, *в* — корневой отпрыск.

лей крупнотравья и горных тундр. Типичный мезофит, предпочитающий значительное затенение доминантными древесными видами и отсутствие сомкнутого травянистого яруса.

Корнеотпрысковость у этого вида проявляется в формировании 1—2, иногда до 5 почек возобновления на придаточных корнях 1—3 порядков близ их верхушек. По-видимому, корнеотпрысковость у *V. selkirkii* встречается достаточно редко. В гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) образцы с данным признаком отсутствуют, что, вероятно, объясняется недостаточно тщательным сбором материала. Нами в природе изучено около 300 особей *V. selkirkii*, при этом корнеотпрысковость выявлена у 6 экземпляров (гора Грабовая в Уссурийском заповеднике — 5 особей, территория Ботанического сада-института ДВО РАН в г. Владивостоке — 1 особь). Оба пункта сбора приурочены к хвойно-широколиственным лесам.

Выявленная корнеотпрысковость у особей данного вида позволяет определить его жизненную форму как многолетний летне-зеленый травянистый короткокорневищный, факультативно корнеотпрысковый моноподиальнонарастающий поликарпик с розеточным побегом и пазушными одиночными хазмогамными или клейстогамными цветками.

Таким образом, *V. selkirkii* является 3-м среди дальневосточных видов, у которых отмечено явление корнеотпрысковости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Фиалковые — *Violaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 93—131.

Безделева Т. А. Род *Viola* L. в Уссурийском флористическом районе российского Дальнего Востока // VII Арсеньевские чтения. Уссурийск, 1993. С. 94.

Высоцкий Г. Н. Ергеня // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8. № 10/11. С. 1113—1443.

Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный // Биологическая флора Московской обл. М., 1990. Вып. 8. С. 210—230.

Писковацкова Н. П. Колокольчик скученный // Биологическая флора Московской обл. М., 1980. Вып. 5. С. 156—168.

Рысин Л. П., Рысина Г. П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 208 с.

Смирнова О. В., Кагарлицкая Т. Н. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 481—492.

SUMMARY

The facultative ability to form soboles was found in a circumpolar forest species *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie in the Russia Far East.

УДК 582.734 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© И. О. Бузунова, Г. А. Фирсов, С. С. Гришин

ВИДЫ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) В НИЗОВЬЯХ РЕКИ ХОПЁР

I. O. BUZUNOVA, G. A. FIRSOV, S. S. GRISHIN. SPECIES OF THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) AT THE LOWER KHOPER RIVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady firsov@mail.ru
Поступила 06.02.2002

На территории Кумылженского р-на Волгоградской обл., охватывающей около 100 км нижнего течения р. Хопёр, выявлено 11 видов рода *Rosa* и 1 нотовид, из них 6 ранее не приводились для Волгоградской обл.

Ключевые слова: *Rosa*, Волгоградская обл.

Начиная с 1996 г. проводились флористические исследования на территории Кумылженского р-на Волгоградской обл., который охватывает около 100 км нижнего течения р. Хопёр. Площадь района 2958 км². Районный центр — станица Кумылженская, находится в 230 км на северо-запад от г. Волгограда. Изученная территория относится к северной подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Атлас..., 1993).

Одним из наименее изученных в этом районе оказался род *Rosa* L. В. П. Дробов (1906) упоминает *R. cinnamomea* L. как входящую в состав подлеска лиственных лесов южной части Хопёрского округа, а также произрастающую в кустарниковой степи. Он же в 1905 и 1906 гг. обследовал растительность меловых обнажений р. Хопёр от станицы Урюпинской до устья реки, однако виды рода *Rosa* в его работе (Дробов, 1908) не упоминаются. Во «Флору Юго-Востока европейской части СССР» (Юзепчук, 1931) включены 6 видов шиповников, из них к району II Б этой «Флоры», граница которого проходит довольно близко от низовьев р. Хопёр (среднее течение р. Медведица), отнесены 4 вида: *R. acicularis* Lindl. (Саратовская обл.), *R. afzeliana* Fries, *R. cinnamomea* (=*R. majalis* Herrm.), *R. dumetorum* Thuill. (=*R. corymbifera* Borkh.). В отношении *R. canina* L. сказано, что «большинство указаний недостоверно

из-за постоянного смешения с другими видами» (приводится для городов Ульяновска и Сергиевска) (Юзепчук, 1931 : 549). В 8-е издание «Флоры средней полосы европейской части СССР» (Маевский. 1954) была включена Волгоградская (Сталинградская) обл. в пределах правобережья р. Волги. Для этой территории приводятся также 4 вида (включая *R. canina*, но без *R. acicularis*): *R. afzeliana*, *R. canina*, *R. cinnamomea*, *R. corymbifera*. По данным точечных ареалов видов, составленным С. Я. Соколовым, О. А. Связевой и В. А. Кубли (1980), на северо-западе Волгоградской обл. и в низовьях р. Хопёр произрастают 4 вида роз: *R. canina*, *R. corymbifera*, *R. majalis* и *R. obtusifolia* Desv. (=*R. klukii* Bess.). Из упоминавшихся ранее видов ими исключена *R. afzeliana*, произрастающая на северо-западе России, и *R. acicularis*, граница ареала которой проходит в 300 км к северу от исследуемого района в среднем течении р. Хопёр. «Флора Нижнего Дона» (1984) включает 7 видов шиповников для изученной территории (добавлены *R. rubiginosa* L., *R. gorenkensis* Bess. и *R. glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr.). Для Хопёрского государственного заповедника (Воронежская обл., около 300 км к северу от нашего района исследований) Н. Н. Цвелёв (1988) приводит 7 видов: *R. acicularis*, *R. canina*, *R. corymbifera*, *R. glabrifolia*, *R. gorenkensis*, *R. majalis*, *R. villosa* L.

В исследуемом районе шиповники наиболее часто встречаются в степи, особенно по окраинам балок — бараков [1] и опушкам байрачных дубрав. Достаточно много их на меловых склонах долины Хопра. При этом они развиваются не только на заросших мелах, но встречаются также и на голых меловых обнажениях, где условия довольно жесткие. Летом температура на поверхности почвы достигает 60 °С. Произрастают шиповники и в пойме рек, по берегам озер, на заливных лугах, главным образом в дубравах, но практически отсутствуют на песках и в черноольшаниках.

Ниже приводится список видов *Rosa*, выявленных на территории Кумылженского р-на Волгоградской обл. на октябрь 2001 г.

R. canina L. Довольно часто в степных балках, по опушкам нагорных дубрав, в кустарниковой степи, отдельно стоящие кусты в целинной степи на плато, меловые горы; культивируется.

R. corymbifera Borkh. Довольно часто в степи, на заросших и голых мелах, глинистых оврагах; культивируется.

R. × *diplodonta* Dubovik pro sp. Изредка в неглубоких степных балках правобережья р. Хопёр, по опушкам нагорной дубравы и в открытой песчаной степи. Гибрид, возникший, по-видимому, от скрещивания *R. microdenia* Mironova × *R. canina* L. s. l. Характерные признаки, отличающие его от *R. microdenia*, — отсутствие железистого опушения на верхней стороне листовой пластинки и значительное его уменьшение на нижней стороне; уменьшение числа зазубринок на зубцах по краям листочков; чашелистики при плодах отогнуты вниз или расставлены в стороны, опадают в начале созревания плодов. Описан в ранге вида как эндемик северного Приазовья, но дальнейшие исследования выявили его более широкое распространение.

R. gorenkensis Bess. Довольно редко. В поймах рек, на лесных полянах и опушках; также в нагорной части на заросших мелах и в песчаной степи.

Этот вид был описан по экземпляру, выращенному В. Бессером в Ботаническом саду г. Кременец из посадочного материала, полученного им от Ф. Б. Фишера из Ботанического сада в Горенках (Московская губ.). В статье И. А. Шанцера и Г. Ю. Клинковой (2000 : 65) высказывается мнение о невалидности названия *R. gorenkensis* Bess. и необходимости изменения видового эпитета, с чем мы не можем согласиться. В статье 32.2 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (International..., 2000 : 54), где дается определение диагноза таксона — указание того, что, по мнению автора, отличает данный таксон от другого, — нет никаких ограни-

[1] Название «барак» здесь относится к степным балкам, которые еще в начале прошлого века, как отмечал Дробов (1906 : 5), назывались «буерак», но со временем произошло упрощение этого слова; используется в местной топонимике — Глазуновский барак, Титкин барак, Ключанский барак и др.

чений относительно того, какое количество слов требуется автору для валидизации таксона. В данном случае это одно слово «*nutantes*», и оно валидизирует название *R. gorenkensis* в работе W. S. Besser «Enumeratio...» (1822), тем более что признак дается в сравнении с *R. cinnamomea* L. и *R. alpina* L. Относительно написания этого названия существуют разногласия, которые возникли в русскоязычной литературе после публикации С. В. Юзепчуком обработки рода *Rosa* во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941). В ней Юзепчук использует написание видового эпитета из «Systema vegetabilium...» (Sprengel, 1827 : 200) «*R. gorinkensis*», сохранив при этом авторство вида за Бессером. В. Г. Хржановский (1958) в одной и той же работе приводит оба написания (см. с. 157 и 342), а Д. Х. Шмите в своих более поздних работах, чем та, на которую ссылаются Шанцер и Клинкова (2000 : 65), употребляет эпитет «gorenkensis» (Шмите, 1988, 1996).

R. gorenkensis представляет собой вид, возникший в результате гибридизации *R. majalis* Herrm. и *R. villosa* L. (Цвелёв, 1988 : 112). Он встречается довольно редко в области совместного произрастания этих видов, а также на севере Казахстана и в юго-западных районах Западной Сибири, где *R. villosa* в настоящее время отсутствует. Однако если учесть, что *R. villosa* в своем распространении связана с дубовыми лесами, то наличие во флоре этих районов *R. gorenkensis*, по-видимому, отмечает места межледниковых рефугиумов *Quercus robur* L. Вывод Шанцер и Клинковой о железистом опушении *R. majalis* как проявлении закона гомологических рядов Н. И. Вавилова вызывает сомнение, так как этот тип опушения выражен у растений лишь на небольшой части ареала *R. majalis*, а именно в зоне перекрытия с ареалом *R. villosa*.

R. lupulina Dubovik. Изредка в кустарниковой степи на черноземах. По-видимому, именно этот шиповник был включен во «Флору Юго-Востока европейской части СССР» (цит. соч.: 550) и 8-е издание «Флоры» Маевского (цит. соч.: 135) под названием *R. afzeliana*. Так же, как у *R. afzeliana*, *R. lupulina* имеет чашелистики после цветения, приподнимающиеся вверх и сохраняющиеся на зрелых плодах, а листочки с обеих сторон голые и по краям простозубчатые. Отличается от *R. afzeliana* бледно-розовыми (а не ярко-розовыми) лепестками, желтыми (а не темно-красными) плодами и распространением. Вид описан О. Н. Дубовик (Дубовик, 1966) как эндемик Донецкого кряжа, но за прошедшее время выявлено его более широкое распространение в южных областях Украины и России.

R. majalis Herrm. Довольно часто в разных экологических условиях, как в поймах рек (на лесных полянах и опушках, лугах, разреженных лесах), так и в степи (по балкам, кустарниковым зарослям и мелам); культивируется населением, используется в озеленении станицы Кумылженской.

R. microdenia Mironova. Довольно редко. По мелам, балкам и оврагам на смытых черноземах, на меловых горах правобережья р. Хопёр у станицы Букановской. Вид описан из Ростовской обл. Указанное местонахождение — самая северная точка ареала.

R. parviuscula Chrshan. et Lasebna. Единственная находка на обнажениях щебнистого мела у хутора Пустовский среди реликтовой популяции ломоноса восточного и других редких растений (*Clematis orientalis*, *Hyssopus cretaceus*, *Atraphaxis frutescens* и др.).

R. pygmaea Bieb. Обнаружен единственный экземпляр в овраге в районе хутора Скулябный. Одна из крайних северных находок вида. Ближайшее известное местонахождение: «окр. г. Серафимовича, в балке на правом берегу р. Дон, 5 VI 1965, В. Селедец, Г. Зозулин» (RV), однако во «Флоре Нижнего Дона» вид не отмечен.

R. rubiginosa L. Редко. На меловых горах правобережья р. Хопёр в окр. станицы Букановской.

R. subpomifera Chrshan. Довольно редко. Найден в кустарниковой целинной степи и на мелах правобережья р. Хопёр, недалеко от станицы Слащевской, хутора

Скулябный (граница с Алексеевским р-ном) и хутора Косо-Ключанский. Довольно часто встречающийся вид в южных районах Украины и России. На север доходит до Саратовской и Липецкой областей.

R. villosa L. Довольно часто, преимущественно на правобережье в нагорной части Хопра, как и в Хопёрском заповеднике (Цвелёв, 1988). По мелам и открытым степным склонам, однако заходит изредка и под полог леса: Шакинская дубрава, нагорные леса в бараке Фомин и у Лохматого кургана.

Таким образом, было выявлено 11 видов рода *Rosa* и 1 нотовид, из них 6 ранее не приводились для Волгоградской обл. (*R. lupulina*, *R. microdenia*, *R. parviuscula*, *R. pygmaea*, *R. subpomifera*, *R.* × *diplodonta*). Пока не обнаружена *R. balsamica* Bess. (=*R. klukii* Bess.), которая известна в Серафимовичском районе по правому берегу р. Дон. Наиболее редкие из шиповников произрастают на сохранившихся участках целинной степи и на меловых горах правобережья р. Хопёр. Эти ландшафты в случае организации Нижне-Хопёрского парка необходимо включить в особо охраняемые природные территории, так как кроме редких видов шиповников здесь представлено много других редких видов травянистых и кустарниковых растений. Эти ландшафты наиболее уязвимы при антропогенном воздействии. Интродукция видов местной флоры населением носит случайный характер, хотя многие виды района исследований заслуживают более широкого внедрения в культуру как декоративные или лекарственные, для чего желательно создание коллекционного участка местной флоры и питомника в станице Кумылженской.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Н. Н. Цвелёву за консультации при определении растений.

Работа выполнена при частичной поддержке фонда Fauna and Flora International, проект 99/50/1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Волгоградской области / Под ред. В. А. Брылева. Киев, 1993. 41 с.

Дробов В. П. Краткий очерк растительности южной части Хопёрского округа Донской области // Бот. журн. СПб., 1906. № 1. С. 1—20.

Дробов В. П. Растительность меловых обнажений бассейна р. Хопра в пределах Донской области // Бот. журн. СПб., 1908. № 1. С. 6—22.

Дубовик О. Н. Новые виды рода *Rosa* L. флоры Донецкого кряжа и Северного Приазовья // Новости систематики высших растений. Л., 1966. С. 151—181.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л., 1954. 912 с.

Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1980. Т. 2. 144 с.

Флора Нижнего Дона (определитель) / Под ред. Г. М. Зозулина и В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. 279 с.; 1985. Ч. 2. 239 с.

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 192 с.

Шанцер И. А., Клинкова Г. Ю. Анализ изменчивости шиповников из родства *Rosa majalis* s. l. в Европейской части России // Бюл. ГБС. 2000. Вып. 181. С. 53—71.

Шмите Д. Х. Дикорастущие и интродуцированные виды рода *Rosa* L. Прибалтики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1988. 18 с.

Шмите Д. Х. Rosa L. // Флора Балтийских республик. Тарту, 1996. Т. 2. С. 45—64.

Юзепчук С. В. Rosa L. Шиповник // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Л., 1931. С. 547—550.

Юзепчук С. В. Роза (шиповник) — *Rosa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 431—506.

Besser W. S. Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kiioviensis, Bessarabia, cis-Tyraica et circa Odessanum collectarum... Wilna, 1822. 111 p.

International code of botanical nomenclature (Saint-Louis code) adopted by sixteenth International Botanical Congress St. Louis, Missouri, July—August 1999. Konigstein, 2000. 474 p.

Sprengel C. Systema vegetabilium ... 16 ed. p. 2, curae posteriores. Gottingae, 1827. Vol. 4. 410 p.

SUMMARY

11 species and 1 nothospecies of *Rosa* have been found in Kumylzhenskaya District (Volgograd Region), which covers about 100 km of the lower reaches of the Khoper River. The records of 6 species are new for the Volgograd Region. The rarest roses occur in survived islands of virgin steppes and on chalk hills at the right bank of the Khoper River. These landscapes are the most vulnerable to anthropogenic impact, and if the Nizhne-Khopersky national park is established, they should be included among territories under special protection.It is urgent to found a collection nursery in Kumylzhenskaya stanitsa (village) for cultivation of rare and threatened plants of the local flora.

УДК 581.55:582.632.1(571.651) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© Н. А. Секретарева

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОТОПОВ В ВЕРХОВЬЯХ РЕКИ ДЛИННОЙ (СЕВЕРНАЯ КОРЯКИЯ, СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ АЗИЯ)

N. A. SEKRETAREVA. FLORISTIC CHARACTERISTICS OF HABITATS IN THE UPPER DLINNAYA RIVER (NORTHERN KORYAKIA, NORTH-EASTERN ASIA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.03. 2002

Описывается распределение сосудистых растений по 21 типу экотопов, дана их флористическая характеристика. Преобладают умеренно-увлажненные и умеренно-сухие, незначительно представлены сырые и переувлажненные типы экотопов. Анализ распределения растений по основным элементам ландшафта показал, что большинство гипоарктических, арктобореальных и бореальных видов сосредоточено в долинах рек и нижних частях подгольцового пояса, где произрастает более половины видов всей флоры района. В долине р. Длинной отмечается наибольшее число бореальных видов, а в подгольцовом поясе гор преобладают гипоарктические виды. Более равномерно в ландшафте распределены метаарктические и арктоальпийские виды, но в целом они заметно преобладают в гольцовом поясе. Дан краткий очерк растительности региона, относящегося к подзоне кедрового стланика.
Ключевые слова: очерк растительности, флористическая характеристика, экотопы, Северная Корякия.

В июле—августе 1988 г. нами проводились флористические и геоботанические работы в северо-восточной части Корякского нагорья в верховьях р. Длинной (63°05′ с. ш., 173°30′ в. д.), вытекающей из оз. Длинного и являющейся одним из правых притоков р. Великой. Для этой части нагорья характерны горные гряды с достаточно крутыми склонами, сложенные триасовыми, юрскими и нижнемеловыми песчано-сланцевыми отложениями, в отдельных местах прерванными крупными разломами, по которым происходило излияние и внедрение магмы различного химического состава (Пармузин, 1967). Климат характеризуется приморскими чертами — сильными ветрами в летнее и зимнее время, неустойчивостью погоды, большим количеством осадков, частыми зимними оттепелями (Юрцев, 1978). В геоботаническом отношении изученная территория относится к подзоне кедрового стланика, зональное положение которой окончательно не определено. Одни авторы рассматривают ее как подзону кустарниковых или южных субарктических тундр (Васильев, 1956; Александрова, 1977), другие — как лесотундровую зону или область (Лесков, 1947; Стариков, 1958; Норин, 1961). При флористическом районировании полосу крупных стлаников Б. А. Юрцев (1978) относит к Анадырско-Корякской провинции Бореальной флористической области. Однако, по его мнению, и такое решение вопроса не безусловно, поскольку данная территория является переходной фитохорией между Арктической и Бореальной областями.

Флора верховьев р. Длинной насчитывает 282 таксона видового и подвидового рангов, относящихся к 54 семействам и 136 родам. По числу видов ведущими

семействами являются *Asteraceae*[1] (31), *Poaceae* (27), *Cyperaceae* (25), *Salicaceae* (19), *Caryophyllaceae* (18), *Ranunculaceae* (16), *Saxifragaceae* (14), *Rosaceae* (13), *Juncaceae* и *Brassicaceae* (12), *Ericaceae* (10), *Scrophulariaceae* (9). Ведущими родами являются *Carex* (20), *Salix* (17), *Saxifraga* (13), *Luzula* и *Pedicularis* (по 8), *Poa*, *Ranunculus* и *Taraxacum* (по 7), *Artemisia* и *Minuartia* (по 5). По соотношению широтных элементов во флоре в сумме преобладают виды гемикриофитной (гипоарктические 12.7 и гипоарктомонтанные 18.4 %) и некриофитной (арктобореальные 12.3 и бореальные 11.4 %) фракций. В криофитной фракции собственно арктических (10.3 %) видов втрое меньше, чем вместе взятых арктоальпийских (14.2) и метаарктических (20.6). Среди долготных элементов более трети (34.3 %) составляют евразийские виды, в том числе заходящие в Америку. Значительная часть видов этой группы имеет восточносибирский и охотско-чукотский ареалы. Почти столько же приходится на циркумполярные и циркумбореальные виды (33.7 %). Амфиберингийские и американские виды, заходящие на Чукотку, составляют 21.7 %, а сибирско- и восточносибирско-американские — 10.3. Флору изученного района с полным основанием можно отнести к умеренно гипоарктическим горнотундровым (поясно дифференцированным) флорам. В целом таксономическая и географическая структуры флоры во многом схожи с горными флорами Анадырского региона (Коробков, Секретарева, 1997), прилегающими к Корякскому нагорью.

В районе верховьев р. Длинной растительность крупных речных долин отличается от растительности горных склонов, где четко выражена вертикальная поясность. Шлейфы сопок занимают гипоарктические тундры, чередующиеся с зарослями *Betula nana* subsp. *exilis*, *Salix pulchra*, *S. saxatilis*. В нижних и средних частях склонов господствуют сообщества стлаников *Alnus frituсosa* и *Pinus pumila* с подлеском из *Betula divaricata* и *Rhododendron aureum*, образующие собственно подгольцовый пояс. На хорошо увлажненных участках склонов преобладают заросли ольховников, на более сухих и дренированных — кедрового стланика. В нижнем ярусе сообществ стлаников доминируют гипоарктические кустарнички — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Моховой покров образуют *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, виды рода *Dicranum*, а из лишайников преобладают кустистые *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*. На высотах 600—700 м над ур. м. начинается гольцовый пояс, где господствуют горные тундры. На относительно пологих хорошо заснеженных склонах представлены цельнопокровные, а на крутых (30—35°) — полосчатые тундры, чередующиеся с щебнистыми осыпями, нередко доходящими до подножий сопок. В горных тундрах преимущественно доминируют *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*, обильны гипоарктические кустарнички. Лишайниковый покров образуют *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis* и др. На склонах южных экспозиций в горных тундрах наряду с кустарничками заметную роль играют *Festuca altaica* и *Kobresia myosuroides*. На высотах свыше 800—900 м над ур. м. вершины гор заняты каменистыми россыпями с преобладанием накипных лишайников и отдельными цветковыми — *Hierochloë alpina*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga firma*, *S. punctata*.

Значительные площади горных склонов в изученном районе занимают каменистые россыпи и щебнистые осыпи. Здесь представлены разнообразные по составу ксеропетрофитные группировки, где доминируют *Artemisia glomerata*, *Dicentra peregrina*, *Saxifraga firma*, *S. punctata*, *Stellaria fischeriana* и др. На более прогреваемых южных склонах в большом обилии произрастают также гемикриофильные и микротермные *Dianthus repens*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Polemonium boreale*, *Pulsatilla multifida*, *Selaginella rupestris*, *Woodsia ilvensis*. Не меньшие площади приходятся и на моренные отложения, заполнившие межгорные впадины при отступлении горных ледников.

---

[1] Названия растений даны по Andreev et al., 1996 (лишайники); Игнатов, Афонина, 1992 (мхи); Sekretareva, 1999 (цветковые растения).

Так, р. Длинная, вытекая из озера, прорезает мощную толщу именно таких отложений. На хорошо дренируемых, выщелоченных моренных террасах и увалах представлены сухие кустарничково-лишайниковые тундры. Здесь господствуют *Arctous alpina*, *Empetrum subholarcticum*, *Loiseleuria procumbens*, в меньшей степени — *Betula nana* subsp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* и *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Из лишайников преобладают *Alectoria ochroleuca*, *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis* и др. Нередко лишайники сильно выбиты стадами северных оленей, поскольку данные места наиболее удобны для их выпаса.

Нивальная растительность (Разживин, 1983) изученного района, несмотря на хорошую заснеженность территории, представлена в основном гемихионофитными кустарничково-лишайниковыми тундрами. На плоских вершинах невысоких сопок и в депрессиях горных склонов северных экспозиций обычны тундры с господством *Cassiope tetragona*, а у подножий и в нижних частях склонов отмечены сообщества с доминированием *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Salix polaris*. В сплошном лишайниковом покрове господствуют *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Flaviocetraria nivalis*; повсеместно встречаются нивальные горные *Stereocaulon paschale* и образующий подушки *S. wrightii*. В то же время хионофитные сообщества представлены незначительно. По сырым берегам ручьев и на заиленных галечниках озера и р. Длинной из хионофитов изредка встречаются *Parnassia kotzebuei*, *Phippsia algida*, *Poa paucispicula*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Saxifraga hyperborea*. У подножий горных склонов и моренных террас, где образуются небольшие снежники, позднее стаивающие летом, в сырых луговинных тундрах обильно произрастают *Minuartia biflora*, *Salix polaris*, *Saxifraga porsildiana*.

Растительность речных долин в изученном районе характеризуется практически полным отсутствием деревьев, но присутствием кустарниковых ивовых зарослей, что характерно для верховьев горных рек (Васильев, 1956). Из древесных пород на галечниках озера и р. Длинной единично были отмечены *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. schwerinii*, *S. udensis*. Кустарниковая растительность большим разнообразием здесь не отличается. Ивняки, слагаемые *Salix alaxensis*, *S. lanata* subsp. *richardsonii* и *S. pulchra*, с богатым травяным покровом приурочены к прирусловой части поймы р. Длинной и низким речным террасам, периодически заливаемым во время паводков. На речных террасах второго уровня (высокая пойма) представлены ивово-ерниковые сообщества из *Betula nana* subsp. *exilis*, *Salix krylovii*, *S. pulchra*, *S. saxatilis* с травяно-моховым покровом в нижних ярусах. Среди мхов доминируют *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Подробная характеристика этих сообществ нами приводилась ранее (Секретарева, 2001). В долинах других горных речек заросли кустарников чаще тянутся не сплошной, непрерывной полосой, а разбросаны по берегам отдельными группами. Заметно реже ивняки отмечаются у подножий горных склонов и на шлейфах гор, где они лентами спускаются по горным ручьям, тогда как на склонах господствуют сообщества кедрового и ольхового стлаников, что отмечалось нами для южных районов Чукотки (Коробков, Секретарева, 1986).

В северной части Корякского нагорья по долинам рек широко распространены осоково-пушицевые кочкарники из *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*, однако в районе исследования они отсутствуют. Нами встречены лишь фрагменты кочкарных сообществ, которые попадаются у сырых подножий горных склонов, моренных террас, на слабо дренированных шлейфах горных склонов. Причем в сырых торфянистых тундрах, занимающих эти местообитания, нами не найден *Eriophorum vaginatum*, его замещает *E. brachyantherum*, не образующий, как первый вид, крупных кочек. В моховом покрове, наряду с *Aulacomnium palustre* и *A. turgidum*, доминируют сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *S. warnstorfii* и др.), на кочках которых были найдены *Oxycoccus microcarpus*, *Pinguicula spathulata*, *P. villosa*.

Отсутствуют в районе исследования и настоящие болота. Слабая заболоченность территории — следствие ее хорошей дренированности, поскольку оз. Длинное расположено на высоте 294 м над ур. м. и окружено высокими горными массивами. По переувлажненным берегам старичных озер, ручьев, в нижних частях ложбин стока на склонах встречаются, однако, сообщества из гигрофильных осок и пушиц — *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *C. schmidtii*, *Eriophorun polystachion* и *др. Из мхов здесь преобладают виды родов Hypnum* и *Mnium*, *Paludella squarrosa*, *Sarmenthypnum sarmentosum*. По ложбинам стока, где имеется подток минерализованных вод, произрастают также еутрофные влаголюбивые осоки и разнотравье — *Carex misandra*, *C. scirpoidea*, *Pedicularis langsdorfii*, *P. oederi*, *Saxifraga calycina*, *S. hirculus* и др. Среди мхов основными доминантами здесь являются *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Tomenthypnum nitens*, *Polytrichum* sp.

На основании обработки геоботанических описаний и полевых наблюдений нами выделен 21 тип экотопов, каждый из которых характеризуется определенным местоположением в рельефе, увлажнением, заснеженностью, растительными сообществами, т. е. нами учитывались как экологические, так и ценотические факторы при их выделении. Распределение сосудистых растений по данным типам экотопов и основным элементам ландшафта показано в таблице. Оценка парциальной активности видов в каждом типе дается по 5-балльной шкале, предложенной А. В. Галаниным (1980): 1) вид встречается спорадично с низким обилием; 2) то же, но со значительным обилием; 3) встречается регулярно, но с малым обилием; 4) то же, но в большинстве местообитаний обилен; 5) встречается регулярно и доминирует в большинстве местообитаний данного типа. Ниже приводится перечень выделенных типов экотопов с их краткой флористической характеристикой. Звездочкой отмечены виды, встреченные только однажды. В дополнение к парциальной флоре (ПФ) для каждого типа экотопов выделяется флористическое ядро (ФЯ), которое объединяет виды с высокой верностью и константностью (Хитун, 1989).

I. Петрофитные местообитания от подножий до вершин сопок

1. Скалы по берегам горных рек

ПФ насчитывает 43, ФЯ — 33 вида. Растительность скал представлена разнообразными по составу группировками ксеропетрофитов, где господствуют *Bupleurum triradiatum* subsp. *arcticum*, *Potentilla crebridens* subsp. *hemicryophila*, *P. vulcanicola*, *Saxifraga firma*, *Stellaria fischeriana*, *Taraxacum soczavae*. Обильно произрастают на скалах также *Arnica frigida*, *Artemisia furcata*, *Cerastium beeringianum*, *Crepis chrysantha*, *Draba kamtschatica*, *Festuca brachyphylla*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Poa malacantha*, *Saxifraga nivalis*, *Trisetum spicatum*. Здесь же были найдены **Campanula uniflora*, **Cystopteris fragilis*, **Draba fladnizensis*, **D. nirta*, *Minuartia verna*, *Papaver detritophilum*, **Saxifraga cernua*, *Taraxacum albescens*, *T. ceratophorum*, *T. macilentum*, **Woodsia glabella*, не встреченные в других местах.

2. Щебнистые осыпи на южных склонах

ПФ насчитывает 28, ФЯ — 27 видов. Благодаря лучшему прогреванию в летнее время на осыпях южных экспозиций заметно повышается обилие гемикриофильных и микротермных растений — *Dianthus repens*, *Poa glauca*, *Pulsatilla multifida*, *Selaginella rupestris*, *Woodsia ilvensis*. Преимущественно здесь же в нашем районе произрастают *Claytonia arctica*, *Crepis nana*, *Ermania parryoides*, *Erysimum pallasii*, *Gastrolychnis macrosperma*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Polemonium boreale*. В полосе кедрового стланика на щебнистых выходах найден **Juniperus sibirica*.

Распределение сосудистых растений по типам местообитаний и в ландшафте

Виды	Типы местообитаний																					Элементы ландшафта					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	ДП	Дл	П	ПГ	Г	ДГ
Woodsia glabella	**1**																							+			
W. ilvensis	**4**	**5**																							+		
Cystopteris fragilis	**1**																							+			
Dryopteris fragrans			**2**																					+			
Botrychium lunaria												**1**											+				
Equisetum arvense subsp. *boreale*												**4**	3	**4**		3		3		1		+					
E. pratense												**1**											+				
E. variegatum																			**2**			+					
Huperzia atctica								**1**																+			
Diphasiastrum alpinum														**4**	**5**									+			
Lycopodium annotinum subsp. *pungens*								**4**							3									+			
L.clavatum subsp. *monostachyon*								**2**							1									+			
Selaginella rupestris	**4**	**5**				1																			+		
Pinus pumila								**5**										1						+			
Juniperus sibirica		**1**																						+			
Potamogeton tenuifolius																					**1**		+				
Hierochloë alpina				**4**	3	3	1	3	3																+		
Alopecurus aequalis subsp. *aristulatus*																			**1**				+				
A. alpinus subsp. *borealis*																			**1**					+			
Arctagrostis arundinacea											**4**	**5**	3	3		2						+					
A. latifolia																		**1**				+					
Calamagrostis lapponica									**2**															+			
C. purpurea										2	**5**	5	**4**	3								+					
Deschampsia paramuschirensis																			**1**				+				
Trisetum molle												**1**											+				
T. sibiricum												**1**											+				
T. spicatum	**4**			3	3					1	1	1		1											+		
Poa alpigena																			**1**				+				

P. arctica								3			4	4	3	4				3		1		+					
P. glauca	4	5				1																			+		
P. malacantha	4	4	4		3	3	1			1															+		
P. paucispicula																			1				+				
P. pratensis											2			1										+			
P. pseudoabbreviata			1	2																						+	
Arctophila fulva																					2		+				
Phippsia algida																			1					+			
Festuca altaica						5		3	3			1	4	5	1												+
F. brachyphylla	4				3																				+		
F. brevissima				2																						+	
F. lenensis		1				2																				+	
Bromopsis pumpelliana										5	4	4	3	3								+					
Elymus kronokensis	1									5												+					
Leymus interior										5		3	4									+					
Eriophorum brachyantherum																		4				+					
E. polystachion																				5		+					
E. russeolum subsp. *leiocarpum*																				3		+					
E. scheuchzeri subsp. *arcticum*																			5	2		+					
Kobresia myosuroides						4																				+	
Carex appendiculata																					2		+				
C. aquatilis subsp. *stans*																				5		+					
C. eleusinoides																			4	2		+					
C. fuscidula						1											2								+		
C. glacialis				1																						+	
C. globularis																		1						+			
C. lachenalii												1		1	3	4		1	3	1		+					
C. lugens																		5		1		+					
C. marina																				2		+					
C. melanocarpa						2																				+	
C. membranacea																				1				+			
C. misandra																	1							+			
C. podocarpa						3	3	3	1		4	5	4	5	5	3											+
C. rupestris	1				3	4																				+	
C. saxatilis subsp. *laxa*																				4			+				
C. schmidtii																				4			+				

Виды	Типы местообитаний																					Элементы ландшафта					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	ДП	Дл	П	ПГ	Г	ДГ
Carex scirpoidea																	**5**								+		
C. vaginata subsp. *quasivaginata*								**4**			1		3					**4**				+					
C. vesicata																				2	**4**		+				
C. vanheurckii									**2**															+			
Juncus biglumis																1			**2**					+			
J. brachyspathus																			**1**				+				
J. filiformis																			**1**				+				
J. leucochlamys subsp. *borealis*																			**4**	2		+					
Luzula beringensis	1			**4**	3																					+	
L. confusa				**2**	1				1																	+	
L. multiflora subsp. *kjellmaniana*						3						1	1	**4**	3	3											+
L. nivalis																	**4**								+		
L. parviflora												**1**											+				
L. rufescens												**3**	1										+				
L. tundricola				**2**																						+	
L. unalaschkensis															**5**	3								+			
Tofieldia coccinea					**3**	1																				+	
Veratrum oxysepalum											**4**	**5**	1	**4**	1	1						+					
Lloydia serotina	1				3	3									**4**	3									+		
Iris setosa																				**2**		+					
Coeloglossum viride					**3**																					+	
Populus suaveolens										**1**													+				
Chosenia arbutifolia										**1**													+				
Salix alaxensis												**4**											+				
S. bebbiana												**1**											+				
S. chamissonis																5	4					+					
S. fuscescens																		**2**				+					

S. glauca	1					2																				+	
S. hastata												5	3										+				
S. krylovii								1				4	5	3								+					
S. lanata subsp. *richardsonii*												5										+					
S. phlebophylla				5	5	5	1																			+	
S. polaris															2	2								+			
S. pulchra								3				5	4	3			1	5		2		+					
S. reticulata																3	5								+		
S. saxatilis								4				1	5	3								+					
S. schwerinii										1													+				
S. sphenophylla				2																				+			
S. tschuktschorum					4																					+	
S. udensis										1												+					
Betula divaricata								5										1						+			
B. nana subsp. *exilis*					3		3	5	5				5	3	1			5									+
Alnus fruticosa								5			4	2					1	2				+					
Oxyria digyna											1	3			1	4	1		1			+					
Rumex arcticus																			1	4		+					
Koenigia islandica																			1				+				
Aconogonon tripterocarpum					1		1	4	1		3	1	3	3	3	1	3	4									+
Bistorta plumosa					1		1	3	1					3	1	3	4	1									+
B. vivipara					1	1						3	3	3		3	4	1									+
Claytonia acutifolia																1	5	4									+
C. arctica		2																							+		
Stellaria ciliatosepala								3						1										+			
S. fischeriana	5	5	5							5																	+
S. umbellata																1			2			+					
Cerastium beeringianum	4					1																			+		
C. jenisejense										5		3										+					
Sagina intermedia																			1				+				
Minuartia arctica	4	4	4	5	4	4	1																		+		
M. biflora																3			1			+					
M. macrocarpa	1																2							+			
M. rubella	4	4				3				1															+		
M. verna	1																							+			

Продолжение таблицы

Виды	Типы местообитаний																					Элементы ландшафта					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	ДП	Дл	П	ПГ	Г	ДГ
Moehringia lateriflora												**4**	3									+					
Wilhelmsia physodes																			**4**			+					
Silene acaulis						**1**																				+	
S. stenophylla	1			**5**	**4**	**4**																				+	
Gastrolychnis apetala																	**2**							+			
G. macrosperma		**2**																							+		
Dianthus repens	**4**	**5**																							+		
Caltha arctica																				2	5	+					
Trollius membranostylis												3		1		**4**						+					
Delphinium brachycentrum subsp. *maydellianum*					**2**			1			1	**3**		1													+
Aconitum productum						1		1			**4**	**4**	3	3								+					
Anemone richardsonii												**4**				1						+					
A. sibirica					3	3		1						**4**	**5**										+		
Pulsatilla multifida	**4**	**5**																							+		
Ranunculus gmelinii																					**1**		+				
R. hyperboreus																				2				+			
R. monophyllus												**4**										+					
R. nivalis																**3**			1			+					
R. pygmaeus																**1**								+			
R. repens																			**1**				+				
R. sulphureus																**3**			1			+					
Thalictrum alpinum												3	3	**4**		**4**	**5**										+
T. sparsiflorum													2										+				
Papaver detritophilum	**2**																							+			
P. paucistaminum					1												**2**								+		
Dicentra peregrina			**5**	3																					+		
Corydalis arctica																**5**	**4**										+
Ermania parryoides		**2**																							+		
Erysimum pallasii		**2**								1															+		

Barbarea orthoceras																			**1**				+				
Cardamine bellidifolia				1	3	3										3	**4**										+
C. microphylla																**5**						+					
C. pratensis subsp. *angustifolia*																			1	**3**		+					
Cardaminopsis lyrata										**5**												+					
Parrya nudicaulis					3		3	**4**									3	1							+		
Draba fladnizensis	**1**																							+			
D. hirta	**1**																							+			
D. juvenilis											**3**	**3**				1						+					
D. kamtschatica	**4**	**4**								1															+		
Rhodiola rosea										**4**		3				3			1			+					
Saxifraga calycina																	**4**								+		
S. cernua	**1**																							+			
S. firma	**5**	**5**	**5**	**5**						1															+		
S. foliolosa																1	3	**4**		1		+					
S. hieracifolia subsp. *longifolia*																**1**								+			
S. hirculus																	**1**							+			
S. hyperborea																			**2**				+				
S. merkii							**5**								**2**										+		
S. nelsoniana							**1**				**4**	**4**	1			**4**	**5**										+
S. nivalis	**4**	**4**	**4**			1				1															+		
S. porsildiana															**2**	**5**			1			+					
S. punctata			**5**	3																					+		
S. serpyllifolia					**4**		**4**																			+	
Chrysosplenium tetrandrum																				**3**		+					
Parnassia kotzebuei																			**1**				+				
Ribes triste	1										**2**													+			
Spiraea beauverdiana								3			**4**	1	1	**4**	1							+					
Aruncus kamtschaticus										1		**4**										+					
Rubus arcticus										1	**4**	5	4	3								+					
R. chamaemorus																		**4**				+					
Pentaphylloides fruticosa											1	3	**4**	4	1							+					
Comarum palustre																				**1**				+			

Виды	Типы местообитаний																					Элементы ландшафта					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	ДП	Дл	П	ПГ	Г	ДГ
Potentilla crebridens subsp. *hemicryophila*	5	5				4																			+		
P. gelida subsp. *boreo-asiatica*										2													+				
P. hyparctica subsp. *nivicola*																3			1			+					
P. vulcanicola	5	5	5	5																					+		
Acomastylis rossii							2																			+	
Novosieversia glacialis					3		3																			+	
Dryas punctata				5	5	5	3	1									1									+	
Astragalus alpinus										5	1	1										+					
A. frigidus subsp. *parviflorus*													1											+			
A. tugarinovii						3																				+	
Oxytropis czukotica	1			5	4																					+	
O. maydelliana	1					4																				+	
O. semiglobosa						1																				+	
O. vassilczenkoi		5				3																			+		
Hedysarum hedysaroides subsp. *tschuktschorum*					3	3		3	1	1	1		1	5	1												+
Geranium erianthum											4	5	3	3								+					
Empetrum subholarcticum				1	3	3		3	5				1	3				4									+
Viola epipsiloides												5		4	3	2						+					
Epilobium davuricum																				3		+					
Chamaenerion angustifolium											4	4	1									+					
C. latifolum										5		1										+					
Hippuris vulgaris																					2		+				
Bupleurum triradiatum subsp. *arcticum*	5	5	5	5	4	4	1																		+		
Tilingia ajanensis													1											+			
Pyrola rotundifolia								4		1			4	4								+					
P. minor												1	1	3	1							+					

Orthilia obtusata								2																+			
Ledum palustre subsp. *decumbens*				1	3		3	5	5				1	3			1	5									+
Rhododendron aureum					1		4	5	1					1	3			1							+		
Loiseleuria procumbens							1		4					1	5										+		
Phyllodoce caerulea							1							1	5										+		
Cassiope tetragona					3		5								3										+		
Andromeda polifolia subsp. *pumila*																		1						+			
Arctous alpina				1	3	4		3	5																+		
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*				1	3	3	3	5	5				4	3	1		1	5									+
V. vitis-idaea subsp. *minus*				1	3	4	3	5	5				4	3	1			4									+
Oxycoccus microcarpus																		2						+			
Diapensia obovata				1	3	3	4	1	4						4										+		
Trientalis europaea												3		3								+					
Gentiana glauca														3	4	1								+			
Comastoma tenellum						2																				+	
Polemonium acutiflorum												3	1					1		1		+					
P. boreale		2																							+		
Mertensia pubescens										1		2										+					
Myosotis asiatica												5										+					
Eritrichium villosum												1		5	1	3			1			+					
Lagotis minor																5		1		1		+					
Pedicularis amoena				5	4	4																				+	
P. capitata					3	3	1	1						4	3	1	3								+		
P. eriophora														2										+			
P. labradorica								3	1									3						+			
P. lanata				5	4																					+	
P. langsdorfii																	4	1							+		
P. lapponica																		3						+			
P. oederi														3	3	3	4								+		
Boschniakia rossica								1																+			
Pinguicula spathulata																		2						+			
P. villosa																		2						+			

Продолжение таблицы

Виды	Типы местообитаний																					Элементы ландшафта					
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	ДП	Дл	П	ПГ	Г	ДГ
Galium boreale											**4**	**5**	**4**	3								+					
Linnaea borealis												1		**2**								+					
Valeriana capitata								1			**4**	**4**	3	1				**3**				+					
Campanula lasiocarpa										**2**				1										+			
C. uniflora	**1**																							+			
Aster alpinus						**2**																				+	
A. sibiricus										**5**		1										+					
Erigeron humilis																			**1**					+			
E. politus										**2**													+				
Antennaria dioica									**1**															+			
A. dioiciformis														1	**4**									+			
A. friesiana							1								**3**										+		
A. pseudoarenicola										**2**					1									+			
Tanacetum boreale												**4**										+					
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*						1		1		1	**4**	3	3	**5**	**5**	1											+
A. borealis										**2**													+				
A. furcata	**4**	**4**	**4**	**5**	**4**	**4**																			+		
A. glomerata		**5**	**5**																						+		
A. tilesii										**3**		**3**										+					
Petasites frigidus																		**3**				+					
P. glacialis							2																			+	
Arnica frigida	**4**			3	3	3				1				3											+		
Senecio integrifolius						**2**																				+	
S. subfrigidus								**3**						1					1					+			
S. tundricola subsp. *lindstroemii*					**4**	**4**		3				**4**	**4**	3													+
Saussurea nuda																**4**						+					
S. oxyodonta											**4**	**5**	**5**	**4**								+					
S. tilesii					**3**		**3**																			+	

Taraxacum albescens	**1**																							+			
T. ceratophorum	**2**																							+			
T. kamtschaticum												**1**											+				
T. macilentum	**2**																							+			
T. sibiricum															1	**3**						+					
T. soczavae	**5**	**5**	**4**																						+		
Crepis chrysantha	**4**	**4**		3																					+		
C. nana		**4**	**4**							1															+		
Число видов	43	28	15	30	44	50	28	41	20	36	28	65	45	57	39	44	30	37	34	27	7	82	37	58	52	32	21

Примечание. Арабские цифры — оценка парциальной активности видов в каждом типе экотопа (см. текст с. 5). Верные виды для экотопов обозначены жирным шрифтом. Присутствие вида для элемента ландшафта — «+». Типы местообитаний: *1* — береговые скалы; *2* — щебнистые осыпи южных склонов; *3* — то же, на склонах других экспозиций; *4* — малоснежные, обдуваемые участки мореных увалов и горных склонов; *5* — умеренно заснеженные участки горных склонов гольцового пояса; *6* — то же, на южных склонах; *7* — избыточно заснеженные депрессии на горных склонах; *8* — умеренно заснеженные участки горных склонов подгольцового пояса; *9* — сухие моренные террасы и увалы; *10* — песчано-галечные наносы и береговые обнажения; *11* — нижние части береговых и южных горных склонов; *12* — прирусловые участки речных пойм; *13* — пойменные террасы; *14* — умеренно заснеженные подножия горных склонов и моренных увалов; *15* — избыточно заснеженные нижние части горных склонов; *16* — сырые берега ручьев, подножия горных склонов; *17* — ложбины стока; *18* — сырые торфянистые участки речных долин и горных склонов; *19* — заиленные галечники; *20* — заболоченные берега озер, горных ручьев; *21* — водоемы и их берега. Распределение в ландшафте: ДП — в долинах рек и нижних частях подгольцового пояса гор; Дл — в долине р. Длинной; П — только в подгольцовом поясе гор; ПГ — в подгольцовом и гольцовом поясе гор; Г — только в гольцовом поясе гор; ДГ — от долин рек до гольцового пояса.

3. Каменистые развалы и щебнистые осыпи на склонах других экспозиций

ПФ насчитывает 15, ФЯ — 14 видов. Растительность заметно обеднена по сравнению с южными склонами, однако основные доминанты предыдущих петрофитных экотопов сохраняют свои позиции. Господствуют *Artemisia glomerata*, *Dicentra peregrina*, *Saxifraga punctata*, заселяющие нередко и малоснежные в зимний период местообитания. В полосе кедрового стланика на каменистых развалах нередко встречается *Dryopteris fragrans*.

II. Хорошо дренируемые, умеренно-сухие и умеренно-увлажненные местообитания подгольцового и гольцового поясов

4. Малоснежные, обдуваемые участки моренных увалов, горных склонов и вершин сопок

ПФ насчитывает 30, ФЯ — 19 видов. Здесь представлены сухие щебнистые горные тундры с малосомкнутым растительным покровом. Основные доминанты сообществ — кустарнички *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*, травы *Hierochloë alpina*, *Luzula beringensis*, *Minuartia arctica*, *Oxytropis czukotica*, *Pedicularis amoena*, *P. lanata*, *Silene stenophylla*, обычные и для тундр с более сомкнутым покровом. Из видов общих с ПФ петрофитных экотопов здесь обильны *Artemisia furcata*, *Bupleurum triradiatum* subsp. *arcticum*, *Potentilla vulcanicola*, *Saxifraga firma*. Верными видами для этих местообитаний являются **Carex glacialis*, *Festuca brevissima*, *Luzula confusa*, *L. tundricola*, *Poa pseudoabbreviata*, *Salix sphenophylla*.

5. Умеренно заснеженные верхние части горных склонов (гольцовый пояс)

ПФ насчитывает 44, ФЯ — 17 видов. Господствуют цельнопокровные на пологих и полосчатые на крутых склонах кустарничково-лишайниковые и дриадово-лишайниковые тундры, занимающие в гольцовом поясе значительные площади. Доминируют в сообществах арктоальпийские и метаарктические кустарнички и травы — *Coeloglossum viride*, *Diapensia obovata*, *Dryas punctata*, *Minuartia arctica*, *Oxytropis czukotica*, *Pedicularis amoena*, *P. lanata*, *Salix phlebophylla*, *S. tschuktschorum*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Silene stenophylla*, *Tofieldia coccinea*, с заметно меньшим обилием присутствуют также гипоарктические кустарнички.

6. Умеренно заснеженные верхние части горных склонов южных экспозиций

ПФ насчитывает 50, ФЯ — 24 вида. На южных склонах в гольцовом поясе представлены злаково-разнотравные и кобрезиево-разнотравные дриадовые тундры. В число доминантов входят *Carex rupestrus*, *Festuca altaica*, *F. lenensis*, *Kobresia myosuroides*. Благодаря лучшему прогреванию, здесь обильно произрастают многие бореальные, арктобореальные и гипоарктические виды — *Aster alpinus*, *Astragalus tugarinovii*, *Carex melanocarpa*, *Comastoma tenellum*, *Oxytropis maydelliana*, *Senecio integrifolius*. Только на южных склонах нами найдены **Silene acaulis*, **Oxytropis semiglobosa*.

7. Избыточно заснеженные в зимний период депрессии на северных горных склонах и плоские вершины сопок

ПФ насчитывает 28, ФЯ — 9 видов. Эти местообитания занимают гемихионофитные кустарничково-лишайниковые тундры с господством *Cassiope tetragona*, которые

представляют в нашем районе нивальную растительность. Обильно произрастают здесь *Rhododendron aureum*, *Saxifraga merkii*, реже отмечаются *Acomastylis rossii*, *Petasites glacialis*, предпочитающие местообитания с более поздним сходом снега. Характерны также обычные и для дриадовых тундр — *Saxifraga serpyllifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Saussurea tilesii*.

8. Умеренно заснеженные шлейфы, нижние и средние части горных склонов (подгольцовый пояс)

ПФ насчитывает 41, ФЯ — 21 вид. Дренируемые участки шлейфов занимают заросли *Betula nana* subsp. *exilis*, *Salix pulchra*, *S. saxatilis*, чередующиеся с гипоарктическими тундрами, где содоминируют кустарнички и травы, предпочитающие кислые торфянистые почвы — *Aconogon tripterocarpum*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Huperzia arctica*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Orthilia obtusata*, *Parrya nudicaulis*, *Pyrola incarnata*, *Senecio subfrigidus*, *Stellaria ciliatosepala*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. К нижним и средним участкам горных склонов приурочены заросли *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa* с подлеском из *Betula divaricata*, *Rhododendron aureum*. Состав видов нижних ярусов по сравнению с сообществами на шлейфах здесь заметно обеднен. Под пологом ольховых стлаников нередко разрастаются плауны *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens*, *L. clavatum* subsp. *monostachyon*.

9. Сухие моренные террасы и увалы, хорошо заснеженные в зимний период

ПФ насчитывает 20, ФЯ — 11 видов. Данные экотопы характеризуются сильно выщелоченными субстратами грубого механического состава. Здесь представлены кустарничково-лишайниковые тундры, где содоминируют арктоальпийские и гипоарктические кустарнички — *Arctous alpina*, *Betula nana*, subsp. *exilis*, *Diapensia obovata*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Верные виды для данного экотопа — *Calamagrostis lapponica*, *Carex vanheurkii*, предпочитающие дренированные олиготрофные местообитания. Здесь же встречен бореальный **Antennaria dioica*.

III. Умеренно увлажненные местообитания долин рек, подножий и нижних частей горных склонов южных экспозиций

10. Песчано-галечные аллювиальные наносы, береговые обнажения рыхлых пород

ПФ насчитывает 36, ФЯ — 20 видов. Для этих экотопов характерны группировки пионерных видов, заселяющих незадернованные субстраты. Повсеместно произрастают *Artemisia tilesii*, *Aster sibiricus*, *Astragalus alpinus*, *Cardaminopsis lyrata*, *Cerastium jenisejense*, *Chamerion latifolium*, *Elymus kronokensis*, *Leymus interior*, *Rhodiola rosea*, спорадично встречаются *Antennaria pseudoarenicola*, *Artemisia borealis*, *Erigeron politus*, *Potentilla gelida* subsp. *boreo-asiatica*. Только на сухих галечниках нами были встречены древесные *Populus suaveolens*, **Chosenia arbutifolia*, *Salix schwerinii*, *S. udensis*. На моренных обнажениях, прорезанных горными речками, обильно произрастает океанический амфиберингийский *Campanula lasiocarpa*.

11. Нижние части береговых и горных склонов южных экспозиций

ПФ насчитывает 28, ФЯ — 20 видов. У подножий береговых склонов и скал встречаются фрагменты луговых сообществ, где господствуют мезофильные травы —

Aconitum productum, *Arctagrostis arundinacea*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Bromopsis pumpelliana*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex podocarpa*, *Chamerion angustifolium*, *Draba juvenilis*, *Galium boreale*, *Geranium erianthum*, *Poa arctica*, *P. pratensis*, *Rubus arcticus*, *Saussurea oxyodonta*, *Sasifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum*. Изредка в нижних частях горных склонов попадаются травяные ольховники, где верхний ярус образует *Alnus fruticosa* высотою до 2.5 м с подлеском из *Ribes triste* и *Spiraea beauverdiana*. Состав видов нижних ярусов во многом сходен с луговыми сообществами, хотя и заметно обеднен.

12. Прирусловые участки поймы р. Длинной, других горных рек

ПФ насчитывает 65, ФЯ — 43 вида. Богатый тип экотопов с наибольшим числом бореальных видов. Растительность представлена травяными пойменными ивняками. Верхний ярус слагают гипоарктические *Salix alaxensis*, *S. hastata*, *S. krylovii*, *S. lanata* subsp. *richardsonii*, *S. pulchra*, попадается бореальный **S. bebbiana*. В травяном ярусе, кроме мезофильных видов, характерных для лугово-кустарниковых сообществ южных склонов, обильно произрастают также бореальные *Aruncus kamtschaticus*, *Tanacetum boreale*, арктобореальные *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus monophyllus*, *Viola epipsiloides*, гипоарктический *Mertensia pubescens*. Из растений, характерных для тундровых сообществ, регулярно встречаются *Anemone richardsonii*, *Delphinium brachycentrum* subsp. *maydellianum*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Myosotis asiatica*, *Polemonium acutiflorum*, *Senecio tundricola* subsp. *lindstroemii*. Только в пойменных кустарниках р. Длинной найден **Taraxacum kamtschaticum*, отмечены многие лесные и луговые растения — **Botrychium lunaria*, **Equisetum pratense*, *Linnaea borealis*, **Luzula parviflora*, *L. rufescens*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*, *Trisetum molle*, **T. sibiricum*.

13. Речные пойменные террасы

ПФ насчитывает 45, ФЯ — 19 видов. Для данного экотопа характерны умеренно выщелоченные субстраты. Господствуют на террасах кустарниковые сообщества из *Betula nana* subsp. *exilis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix krylovii*, *S. pulchra*, *S. saxatilis*. В нижних ярусах, помимо мезофильных трав, заметную роль играют гипоарктические кустарнички и травы, характерные для олиготрофных тундровых сообществ — *Aconogon tripterocarpum*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Pyrola incarnata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. На прогалинах между кустарниками нередко разрастаются *Festuca altaica* и *Leymus interior*, предпочитающие сухие выщелоченные субстраты. Здесь же были найдены *Astragalus frigidus* subsp. *parviflorus*, *Thalictrum sparsiflorum*, **Tilingia ajanensis*.

14. Умеренно заснеженные подножья горных склонов и моренных увалов

ПФ насчитывает 57, ФЯ — 22 вида. Эти местообитания занимают гемихионофитные луговинные тундры, нередко чередующиеся с куртинами кустарников из *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix krylovii*, *S. saxatilis*, *Spiraea beauverdiana*. Среди трав господствуют мезофильные тундровые виды — *Anemone sibirica*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Carex podocarpa*, *Eritrichium villosum*, *Festuca altaica*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Luzula multiflora* subsp. *sibirica*, *Pedicularis capitata*, однако регулярно встречаются и виды, характерные для лугово-кустарниковых сообществ речных пойм и южных склонов. Нередки в луговинных тундрах лесные виды — *Linnaea borealis*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*. Только здесь нами найден охотский *Pedicularis eriophora*.

15. Избыточно заснеженные подножья и депрессии в нижних частях горных склонов

ПФ насчитывает 39, ФЯ — 15 видов. Эти местообитания занимают гемихионофитные кустарничково-лишайниковые тундры с господством *Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce caerulea*, представляющие в нашем районе нивальную растительность. Обильно произрастают в сообществах *Antennaria dioiciformis*, *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Diphasiastrum alpinum*, *Lloydia serotina*, *Luzula unalaschkensis*, *Rhododendron aureum*, *Salix polaris*, *Saxifraga merkii*, предпочитающие местообитания с более поздним сходом снега. Из видов, характерных для тундровых луговин, здесь обычны *Anemone sibirica*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Carex podocarpa*, *Gentiana glauca*.

IV. Сырые и переувлажненные местообитания горных склонов и речных долин

16. Проточные берега ручьев, нивальные подножья горных склонов и моренных террас

ПФ насчитывает 44, ФЯ — 19 видов. Эти экотопы занимают сырые гемихионофитные луговины и луговинные тундры, где доминируют еутрофные влаголюбивые виды растений *Cardamine microphylla*, *Carex lachenalii*, *Corydalis arctica*, *Oxyria digyna*, *Lagotis minor*, *Salix chamissonis*, *Saussurea nuda*, **Saxifraga hieracifolia* subsp. *longifolia*, *Taraxacum sibiricum*, *Thalictrum alpinum*, *Trollius membranostylis*. К сырым подножьям горных склонов и моренных террас, где образуются небольшие снежники, приурочены нивальные виды *Minuartia biflora*, *Potentilla hyparctica* subsp. *nivicola*, **Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *R. sulphureus*, *Salix polaris*, *Saxifraga porsildiana*.

17. Ложбины стока на склонах сопок

ПФ насчитывает 30, ФЯ — 20 видов. Эти местообитания занимают сырые еутрофные моховые тундры, где господствуют *Carex scirpoidea*, *Pedicularis langsdorfii*, *P. oederi*, *Salix chamissonis*, *S. reticulata*, *Thalictrum alpinum*. Реже отмечаются *Carex fuscidula*, **C. misandra*, *Gastrolychnis apetala*, *Minuartia macrocarpa*, *Papaver paucistaminum*, *Saxifraga calycina*, **S. hirculus*. Здесь же достаточно обильно произрастают *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Cardamine bellidifolia*, *Claytonia acutifolia*, *Corydalis arctica*, *Luzula nivalis*, *Saxifrada nelsoniana*, предпочитающие хорошо увлажненные экотопы.

18. Сырые торфянистые участки речных долин, шлейфов и нижних частей горных склонов

ПФ насчитывает 37, ФЯ — 24 вида. Данные экотопы характеризуются сырыми торфянистыми почвами. Здесь представлены фрагменты кочкарных осоково-пушицевых тундр с *Betula nana* subsp. *exilis* и *Salix pulchra*. Основные доминанты этих сообществ — *Carex lugens*, *Eriophorum brachyantherum* и гипоарктические кустарнички — *Empetrum subholarcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. В заметном обилии произрастают *Aconogon tripterocarpum*, **Arctagrostis latifolia*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Claytonia acutifolia*, *Nardosmia frigida*, *Pedicularis labradorica*, *P. lapponica*, *Rubus chamaemorus*, *Saxifraga foliolosa*, *Salix fuscescens*, предпочитающие кислые олиготрофные почвы. На кочках сфагновых мхов найдены **Carex globularis*, *Oxycoccus microcarpus*, *Pinguicula spathulata*, *P. villosa*.

В избыточно увлажненных нижних частях горных склонов изредка встречаются сфагновые ольховники. В верхнем ярусе господствует *Alnus fruticosa*, реже попадаются *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Состав видов нижних ярусов во многом сходен с сырыми торфянистыми тундрами, хотя и заметно обеднен. В сырых ольховниках найден **Andromeda polifolia* subsp. *pumila*.

19. Заиленные галечники рек и ручьев, иловато-песчаные отмели

ПФ насчитывает 34, ФЯ — 22 вида. Растительность носит фрагментарный характер. Наиболее часто по сырым галечникам разрастаются *Carex eleusinoides*, *Equisetum variegatum*, *Eriophorum scheuchzeri* subsp. *arcticum*, *Juncus biglumis*, *J. leucochlamys* subsp. *borealis*, *Stellaria umbellata*, *Wilhelmsia physodes*. Также на заиленных галечниках произрастают **Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Erigeron humilis*, **Parnassia kotzebuei*, **Phippsia algida*, **Poa paucispicula*, *Saxifraga hyperborea*, характерные в других районах для нивальных сообществ. В пойме р. Длинной на иловато-песчаных отмелях найдены бореальные **Alopecurus aequalis* subsp. *aristulatus*, **Barbarea orthoceras*, **Juncus brachyspatus*, **J. filiformis*, **Ranunculus repens*, а также **Deschampsia paramuschirensis*, **Koenigia islandica*, **Poa alpigena*, **Sagina intermedia*.

20. Заболоченные (слабо проточные) берега старичных озер, горных ручьев и нижних частей ложбин стока

ПФ насчитывает 27, ФЯ — 14 видов. Здесь представлены осоково-пушицевые зеленомошные сообщества, где господствуют гигрофильные *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *C. schmidtii*, *C. vesicata*, *Eriophorum polystachion*, реже отмечаются *Carex membranacea*, *C. marina*, *Eriophorum russeolum* subsp. *leiocarpum*. Вместе с осоками по берегам ручьев нередко произрастают *Caltha arctica*, *Cardamine pratensis* subsp. *angustifolia*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Comarum palustre*, *Epilobium davuricum*, *Iris setosa*, *Ranunculus hyperboreus*, *Rumex arcticus*.

21. Водоемы и их берега

ПФ включает 7 видов, они же составляют ФЯ. Самый бедный тип экотопов. По берегам старичных озер обильно разрастаются только *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Carex vesicata*, реже по краям озер встречаются кочки *Carex appendiculata*. В водоемах нами найдены *Hippuris vulgaris*, **Ranunculus gmelinii*, **Potamogeton tenuifolius*.

Сравнение экотопов по числу общих видов (коэффициент Жаккара) показало крайне невысокое сходство большинства из них, что говорит о существенной дифференцированности растительного покрова. Наиболее самобытными типами экотопов, имеющими наибольшее число стенотопных видов и поэтому мало связанными друг с другом, являются сырые местообитания и сухие песчано-галечные наносы. Более тесно между собой связаны местообитания гольцового пояса и петрофитных экотопов, их сходство друг с другом составляет 34—39 %. Примерно такое же сходство между собой имеют хорошо дренированные местообитания подгольцового пояса, сухие моренные и пойменные террасы. Наименее самобытны местообитания речных долин и подножий горных склонов, имеющие наибольшее число общих видов. Так, пойменные речные террасы сходны по числу общих видов с подножиями горных склонов на 48 %, а с прирусловыми участками речных пойм — на 42 %.

Анализ распределения широтных географических элементов по различным экотопам показал, что наибольшее число криофитов (70—77 %) сосредоточено в экотопах гольцового пояса, щебнистых осыпей (не южных экспозиций), ложбин стока, сырых подножий горных склонов. Менее значителен перевес криофитов (48—62 %) в экотопах южных склонов, сырых галечников и в заболоченных местообитаниях. Доля видов гемикриофитной фракции наиболее велика в местообитаниях

подгольцового пояса гор, на моренных и пойменных террасах, в сырых торфянистых тундрах, где она составляет около половины видов (49—55 %). В умеренно увлажненных местообитаниях долин рек и подножий горных склонов значительно выше (чем в других экотопах) доля видов некриофитной фракции (25—42 %). Особо выделяются водоемы, где представлены только виды криофитной и некриофитной фракций, причем последние преобладают.

Анализ распределения растений по основным элементам ландшафта показал, что бóльшая часть видов сосредоточена в долинах рек и в нижних частях подгольцового пояса, где произрастает 171 вид, что составляет около 60 % флоры района. Наиболее активны здесь *Aconitum productum*, *Alnus fruticosa*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Galium boreale*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Poa arctica*, *Rubus arcticus*, *Salix pulchra*, *Saussurea oxyodonta*, *Spiraea beauverdiana*, *Valeriana capitata*, *Veratrum oxysepalum*, *Viola epipsiloides*, осваивающие несколько экотопов.

В долинах рек отмечено 140 видов, причем распространение 37 видов ограничено долиной р. Длинной. Именно здесь сосредоточено наибольшее число бореальных видов, многие из которых встречены только однажды в пойменных кустарниках, водоемах, на заиленных сырых или сухих галечниках (см. выше). Обильно произрастают в долинах рек *Aruncus kamtschaticus*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *C. schmidtii*, *C. vesicata*, *Geranium erianthum*, *Moehringia lateriflora*, *Ranunculus monophyllus*, *Salix alaxensis*, *S. hastata*, *Tanacetum boreale*, не встреченные в горных экотопах.

В подгольцовом поясе гор (от подножий до границы с гольцовым) отмечено 213 видов, из них 134 приурочены к подножьям и нижним частям склонов. Пределами подгольцового пояса ограничено распространение 58 видов. Массово от подножий до гольцового пояса произрастают *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. В нижних частях склонов в отдельных экотопах также обильны *Diphasiastrum alpinum*, *Gentiana glauca*, *Luzula unalaschkensis*, *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens*, *Pedicularis labradorica*, *Salix polaris*. Однако большинство видов лишь изредка встречаются на береговых скалах, моренных террасах, в ложбинах стока.

Для гольцового пояса отмечено наименьшее число — 105 видов, только его пределами ограничено распространение 32 видов. Среди них преобладают метаарктические и арктоальпийские *Carex rupestris*, *Dryas punctata*, *Kobresia myosuroides*, *Luzula beringensis*, *Oxytropis czukotica*, *Salix phlebophylla*, *S. tschuktschorum*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Silene stenophylla*, *Pedicularis amoena*, *P. lanata*.

Не проникают в долины рек, а на горных склонах широко произрастают как в пределах подгольцового, так и гольцового поясов 52 вида. Наиболее широко здесь представлены арктоальпийские и метаарктические — *Anemone sibirica*, *Arnica frigida*, *Artemisia furcata*, *A. glomerata*, *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Hierochloë alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis capitata*, *P. oederi*, *Poa malacantha*, *Potentilla vulcanicola*, *Saxifraga firma*, *S. merkii*, *S. nivalis*, *S. punctata*, *Trisetum spicatum*, гипоарктические *Arctous alpina*, *Bupleurum triradiatum* subsp. *arcticum*, *Dicentra peregrina*, бореальный *Rhododendron aureum*. На южных склонах обильно произрастают гипоарктические и арктобореальные — *Dianthus repens*, *Poa glauca*, *Potentilla crebridens* subsp. *hemicryophila*, *Pulsatilla multifida*, *Selaginella rupestris*, *Taraxacum soczavae*, *Woodsia ilvensis*.

Широкую амплитуду распространения от долин рек до гольцового пояса имеет всего 21 вид. Из гипоарктических видов наибольшее число экотопов освоили *Festuca altaica*, *Betula nana* subsp. *exilis*, *Aconogon tripterocarpum*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, а из арктоальпийских и метаарктических — *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Carex podocarpa*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Senecio tundricola* subsp. *lindstroemii*. Именно они являются наиболее активными гемиэвритопными видами. Осваивающие в основном экологически сходные экотопы *Cardamine bellidifolia*, *Claytonia acutiflora*, *Corydalis*

arctica, *Delphinium brachycentrum* subsp. *maydellianum*, *Luzula multiflora* subsp. *kjellmaniana*, *Saxifraga nelsoniana*, *Stellaria fischeriana*, *Thalictrum alpinum* — средне- и малоактивные гемистенотопные виды.

В заключение отметим, что в районе верховьев р. Длинной, относящемся к подзоне кедрового стланика, заметно преобладают умеренно-сухие и умеренно-увлажненные типы экотопов и незначительно представлены сырые и переувлажненные. Однако наиболее самобытными типами экотопов, имеющими наибольшее число стенотопных видов, являются как раз сырые местообитания, в меньшей степени — сухие песчано-галечные наносы.

Анализ распределения растений по основным элементам ландшафта показал, что основная масса растений сосредоточена в долинах рек и нижних частях подгольцового пояса, где произрастает большинство гипоарктических, арктобореальных и бореальных видов. Причем если в долине р. Длинной сосредоточено наибольшее число бореальных, то в подгольцовом поясе гор перевес на стороне гипоарктических видов. Более равномерно в ландшафте распределены метаарктические и арктоальпийские виды, но в целом они заметно преобладают в гольцовом поясе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л., 1977. Вып. 29. 188 с.

Васильев В. Н. Растительность Анадырского края. М.; Л., 1956. 216 с.

Галанин А. В. Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1980. Т. 9. С. 1174—1187.

Игнатов М. С., *Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Коробков А. А., *Секретарева Н. А.* Ботанико-географические наблюдения в районе нижнего течения реки Энмываам (бассейн реки Анадырь) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 450—459.

Коробков А. А., *Секретарева Н. А.* Флора хребта Пекульней (Южная Чукотка) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 81—101.

Лесков А. И. Арктическая тундровая область; Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. С. 18—24.

Норин Б. Н. Что такое лесотундра? // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 21—38.

Пармузин Ю. П. Северо-Восток и Камчатка. М., 1967. 368 с.

Разживин В. Ю. Нивальная растительность Чукотской тундры (эколого-геоботаническая характеристика, анализ флороценотического комплекса): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив в верховьях реки Длинной (Северная Корякия, Северо-Восточная Азия) // Растительность России. СПб., 2001. № 1. С. 36—42.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 223 с.

Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. Владивосток, 1978. Вып. 26. С. 3—62.

Andreev M. P., *Kotlov Yu. V.*, *Makarova I. I.* Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Sekretareva N. A. The vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories: Pensoft, Sofia—Moscow, 1999. 160 p.

SUMMARY

The north-eastern part of the Koryak Highland belongs to the tall «stlanik» («elfin wood» of creeping trees or tall shrubs, mostly of *Pinus pumila* and *Alnus fruticosa*) subzone which corresponds to the subalpine belt of the North-Eastern Asian high-elevation areas, but as to the zonal position is a part of Asian Beringia. The distribution of vascular plants by habitats and their geographical and ecological characteristics are given. 21 types of habitats were revealed in the upper reaches of the Dlinnaya River. Moderately moist and moderately dry types of habitats predominate, whereas moist and wet ones occur infrequently. The analysis of plant distribution by landscape elements has shown that the most of hypoarctic, arcticboreal and boreal species are concentrated in river valleys and lower parts of the subalpine belt, where more than half of all the species of the area are represented. The greatest number of boreal elements are present in the Dlinnaya River valley, and hypoarctic

species prevail in the subalpine belt. Arctic-alpine species are distributed more evenly within the landscape, but prevail in the alpine belt. A brief review of vegetation of the area belonging to the Siberian-Far-Eastern stlanik subzone is given.

УДК 581.9(571.651) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА СИНЕВЕЕМСКИХ ГОРЯЧИХ КЛЮЧЕЙ И АНАЛИЗ ФЛОРЫ ИХ ТЕРМАЛЬНОГО УРОЧИЩА (ЮГО-ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

A. E. KATENIN, G. S. REZVANOVA. BOTANICAL-GEOGRAPHICAL CHARACTERISTICS OF SINEVEEM HOT SPRINGS AREA AND ANALYSIS OF FLORA OF THEIR THERMAL AREA (SOUTH-EASTERN CHUKCHI PENINSULA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: katenin@ik6026.spb.edu
Поступила 14.09.2001

Изучены флора и растительность ранее не исследованных ботаниками термоминеральных ключей на юго-востоке Чукотского п-ова. Расположение выходов горячей воды в русле реки и слабое укрытие их от ветров привели к формированию термального урочища (ТУ) небольших размеров со слабо выраженной биотопической микрозональностью. Флора ТУ насчитывает 96 видов и составляет 30 % всей флоры сосудистых растений района ключей. В нее входят 78 интегрирующих видов (81 %), общих с флорой района, и 18 характерных (дифференцирующих) видов (19), встреченных только на ТУ ключей. Характерные виды подразделены на специфические, свойственные большинству горячих ключей Чукотского полуострова (8 видов; 44 %), приморские галофиты (7; 39) и виды, характерные для ТУ только Синевеемских ключей (3; 17). Синевеемские ключи являются местом сосредоточения редких видов и биоценозов и нуждаются в охране природоохранными органами Чукотского округа.

Ключевые слова: флора, растительность, термоминеральные источники, специфические виды, характерные виды, Чукотский п-ов.

Материалы для статьи были собраны в 1983 г. во время работы Восточно-Чукотского отряда Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в районе пос. Сиреники. Нами были выявлены флоры района и термального урочища (ТУ) ключей (Катенин, Секретарева, 1996), собраны сведения о растительности и сделаны геоботанические описания наиболее характерных растительных сообществ ТУ.

До нас Синевеемские ключи с научными целями посещались только геологами (Крюков, 1981).

Синевеемские ключи расположены в пойме р. Синевеем в 16.5 км от ее устья у левого, южного коренного берега на высоте 120 м над ур. м. в 20 км к северу от пос. Сиреники в пункте с координатами 64°37′ с. ш., 173°45′ з. д. (рис. 1). Долина р. Синевеем проходит по «крупному разрыву северо-восточного направления» (Геологическая..., 1963). На правом, северном берегу реки расположен хребет высотой 500—700 м над ур. м., сложенный гранитами. В нем, почти напротив ключей, находится небольшое включение мраморизованных известняков. Горы по левому берегу реки, высотой до 870 м, сложены липаритами; между горами и рекой располагается всхолмленная надпойменная терраса до 0.5 км шир. и 1.5—2 м выс. Она сложена четвертичными водно-ледниковыми отложениями и подстилается позднемеловыми гранитами. Ниже ключей по течению реки на левом ее берегу расположен участок цокольной террасы до 5 м выс., сложенной мраморизованными известняками и покрытой четвертичными отложениями.

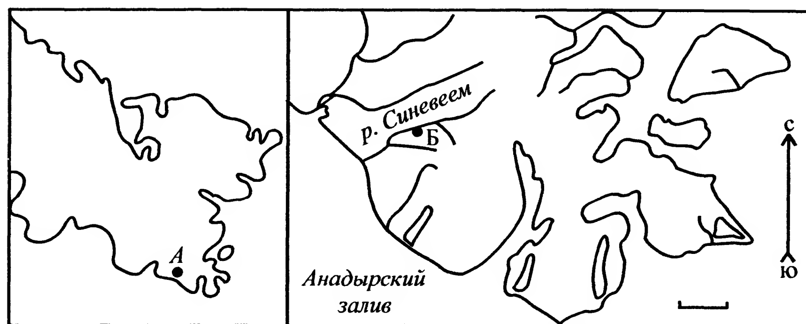


Рис. 1. Положение Синевеемских ключей на Чукотском полуострове (А) и в долине р. Синевеем (Б). Масштабная линейка — 10 км.

Район Синевеемских ключей приурочен к Крайне-Восточному округу Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1979). В геоботаническом отношении район находится в пределах южной приморской полосы среднегорного варианта растительности подзоны северных гипоарктических тундр (Katenin, 1990).

Слабо заснеженные части каменистых северных склонов гор заняты куртинными кустарничково-лишайниковыми сообществами с господством лишайников из родов *Ochrolechia*, *Sphaerophorus*, *Hypogymnia*, *Umbilicaria* и согосподством *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis* и *Salix phlebophylla*. В более заснеженных частях склонов присутствуют кустарничковые лишайниковые сообщества с господством *Empetrum subholarcticum*, *Loiseleuria procumbens* и лишайников из родов *Cornicularia*, *Alectoria*, *Cetraria*, а также мха *Rhacomitrium lanuginosum*.

На террасированных склонах гор той же экспозиции к терраскам приурочены голубичные (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) и дриадовые *Dryos ajanensis* subsp. *beringensis*) сообщества, а к подтеррасным понижениям — березково-осоковые (*Carex lugens*, *Betula exilis*) и березково-шикшевые (*Empetrum subholaroticum*) сообщества. В нижних заснеженных частях склонов гор преобладают кассиоповые (*Cassiope tetragona*), голубичные, кассиопово-ивковые (*Salix chamissonis*) и шикшевые кустарничковые сообщества.

На шлейфе у подножия гор выражены вытянутые вниз по склону ложбины стока и гривки с ориентированными поперек склона валиками или буграми. Наиболее влажные места ложбин занимают голубично-пушицево-осоковые сфагновые сообщества с *Carex stans*, *Eriophorum polystachion*, а более сухие места в ложбинах — осоково (*Carex stans*)-голубичные зеленомошные сообщества с лишайниками и сфагнумами. На гривках к валикам приурочены березковые сообщества с *Carex stans*, *Eriophorum vaginatum*, мхами и лишайниками, а к наиболее высоким буграм — березково-голубичные лишайниково-зеленомошные сообщества.

Сильно увлажненные предгорные части надпойменной террасы заняты сообществами кочкарной пушицы (*Eriophorum vaginatum*) и заболоченными осочниками (*Carex stans*), а также комплексами кустарничковых, кочкарнопушицевых и пушицевых (*Eriophorum polystachion*) сообществ. Повышения на террасе заняты пушицевыми кочкарниками с багульником, голубикой и брусникой (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*), осокой (*Carex stans*), морошкой (*Rubus chamaemorus*), лишайниками, зелеными и сфагновыми мхами. На более низких и заболоченных участках террасы находятся бугристо-мочажинные комплексы с фрагментами пушицево-моховых (*Eriophorum polystachion*) сообществ в мочажинах и пушицевых кочкарных сообществ — на буграх. Места с наиболее сильным застойным увлажнением заняты осоковыми (*Carex stans*) сфагново-зеленомошными сообществами с примесью *Eriophorum polystachion*.

В верхней части долины ручья, текущего с гор с юга к р. Синевеем, развиты сильно увлажненные сообщества *Carex stans* с небольшим количеством зеленых и сфагновых

мхов. В менее увлажненных местах расположены осоково-пушицевые (*Eriophorum polystachion*, *Carex stans*) сфагново-зеленомошные сообщества с разреженной и стелющейся ивой (*Salix pulchra*), а также сообщества этой ивы с согосподством тех же видов осоки и пушицы. Ниже по течению в долине этого ручья в сильно увлажненных осочниках из *Carex stans* встречается в виде примеси *Dupontia psylosantha*. В воде ручья представлены разреженные сообщества *Hippuris vulgaris* с *Ranunculus pallasii*, *Comarum palustre*.

Ближе к реке ручей прорезает в цокольной террасе овраг глубиной 2 м и шириной до 15 м. Здесь, на островке в пойме развиты ивково-осоковые и осоково-ивковые (*Salix chamissonis*, *Carex rariflora*, *C. stans*) сообщества с *Rhodiola rosea* subsp. *integrifolia*. На прибрежной пойменной террасе ручья присутствуют сообщества *Carex stans* с зелеными мхами, *Koenigia islandica*, *Rhodiola rosea*, *Viola epipsiloides*, а на галечнике — сообщество *Chamerion latifolium*.

На малоснежной зимой поверхности цокольной террасы около склона к реке располагаются куртинные разнотравно-дриадовые сообщества с *Dryas ajanensis*, *Androsace ochotensis*, *Artemisia glomerata*, *Minuartia obtusiloba*, *Festuca brachyphylla*, *Hierochloë alpina*, *Poa malacantha*, *Kobresia myosuroides* со слабо заросшими лишайниками щебнем и суглинком. Более заснеженные склоны террасы к долинам ручьев, занимают кустарничковые сообщества с господством дриады, шикши, голубики, рододендрона (*Rhododendron parviflorum*), ивок (*Salix reticulata*, *S. sphenophylla*) и с разнотравьем. В нижних частях склонов находятся сомкнутые злаково-дриадовые сообщества с *Festuca altaica*, *F. brachyphylla*, *Carex rupestris*, *Potenilla biflora*. На осыпающихся склонах террасы к реке растут несомкнутые *Saxifraga funstonii*, *Trisetum spicatum*, *Chamerion latifolium*.

Участок надпойменной террасы, сложенный водно-ледниковыми отложениями, примыкающий к термальному урочищу ключей с юга и юго-востока, расчленен ручьями, текущими с гор. На поверхности террасы присутствуют кобрезиево-кустарничковые тундровые сообщества со мхами и лишайниками (*Dryas ajanensis*, *Salix sphenophylla*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Kobresia myosuroides*). К небольшим углублениям на террасе приурочены шикшевые сообщества с брусникой, *Festuca altaica*, *Carex nesophila*, а к малоснежным повышениям — куртинные дриадовые группировки с голыми галькой и песком. В верхних частях склонов террасы к ручьям располагаются луговинные сообщества *Festuca altaica* с шикшей, *Carex nesophila*, *Arctagrostis arundinacea*, *Solidago compacta*. К галечникам ручьев приурочены разнотравные сообщества с господством *Rubus arcticus* и примесью *Epilobium alpinum*, *Wilhelmsia physodes*, *Chamerion latifolium*, *Salix chamissonis*.

В пойме р. Синевеем к высоким террасам приурочены разнотравные мохово-лишайниковые сообщества с господством *Selaginella rupestris* и согосподством *Agrostis kudoi* или *Potentilla subvahliana*. На средних по высоте террасах преобладают сообщества с господством *Leymus interior* или шикши с примесью *Calamagrostis purpurea*, *Leymus interior*. На низких гривках встречаются сообщества *Agrostis kudoi*; в пересыхающих летом руслах растительности нет.

Сведения о Синевеемских ключах в литературе очень скудны. Согласно тексту «Пояснительной записки» к Геологической карте СССР (1963 : 64), дебит Синевеемских ключей равен 1.9 л/с, температура воды +40 °С. По более поздним сведениям Ю. В. Крюкова (1981), дебит этих ключей — 0.3 л/с, а максимальная температура воды — +27 °С, минерализация — 8.7 г/кг, pH — 7.0, содержание катионов (%) Na + K — 58, Ca — 41; анионов Cl — 100. Во время работы на ключах мы не видели ни одного грифона, не измеряли температуру воды и не брали образцов воды для анализов. Местоположение ключей и границы их термального урочища определялись только по присутствию специфических термо- и галофильных растений и растительных сообществ.

Оптимальными условиями для формирования специфических экосистем на термальном урочище ключей являются: расположение ключей в слабо наклоненной ложбине рядом с водотоком или в его верховье; наличие положительных форм рельефа по бокам и выше места выходов грифонов, которые препятствуют попаданию на термальное урочище холодной пресной воды крупных соседних водотоков, а также наличие обширного ровного пространства ниже компактно расположенных грифонов, но выше места соединения теплого водотока от ключей с холодным водотоком, ручьем или рекой. В сформировавшемся в таких условиях термальном урочище можно выделить 3 основные зоны: 1) выше грифонов — термальная,

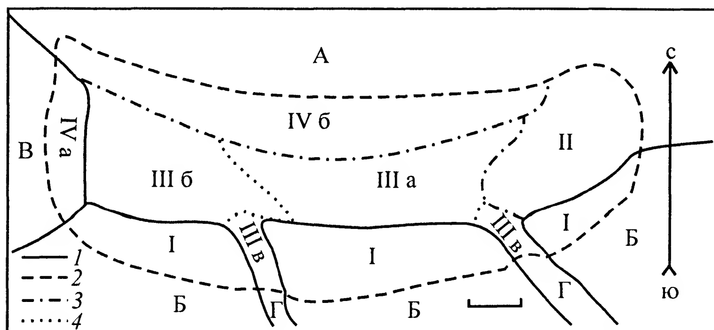


Рис. 2. Схематический план термального урочища Синевеемских ключей.

I—IV — эколого-биоценотические зоны: I — внепойменная зона, теплая, сухая и незасоленная; II — зона грифонов, максимально теплая, засоленная и увлажненная; III — пойменная зона: а — теплые, сильно засоленные участки с проточным увлажнением, б — менее теплые и засоленные участки со слегка застойным увлажнением, в — устьевые участки ручьев с пресной водой и теплым субстратом: IV — периферийная зона: а — нивальная на склоне коренного берега, б — пойменная. А—Г — элементы рельефа: А — пойма р. Синевеем, Б — низкая надпойменная терраса, В — высокая надпойменная терраса, Г — долины ручьев. Границы: *1* — элементов рельефа, *2* — термального урочища, *3* — зон, *4* — вариантов зон. Масштабная линейка — 10 м.

сухая и незасоленная, 2) зона грифонов — максимально теплая, засоленная и увлажненная, 3) пойменная зона — умеренно теплая и засоленная, неоднородно увлажненная, с хорошо выраженным экотоном по факторам температуры и засоления.

Термальное урочище может быть окружено почти со всех сторон периферийной переходной зоной. Если по периферии термального урочища располагаются высокие пойменные террасы или уступы коренного берега, то на их склонах обильно скапливается снег. На низких ровных участках в переходной зоне наблюдаются мерзлотные движения субстрата (криотурбация), приводящие к образованию бугров и пятен голого грунта. У многих термальных и холодных минеральных источников на Чукотском п-ове ниже термального урочища в расширении долины зимой образуются пойменные наледи со своеобразным рельефом и галофитной растительностью.

Синевеемские ключи расположены в русле реки у ее левого берега. Их термальное урочище вытянуто по течению реки примерно на 100 м и имеет ширину около 50 м. Теплая вода ключей выходит в мелких руслах реки скрыто, в толще аллювия. В долине р. Синевеем выше ключей по течению и сбоку, с севера от них, нет валов, гряд или террас, которые мешали бы попаданию холодной пресной воды реки на их территорию. С юго-востока на территорию ключей тоже поступает холодная вода, приносимая сюда многочисленными ручьями. Низкая терраса южного коренного берега реки сложена рыхлыми легко размываемыми породами, поэтому термальное урочище находится здесь как бы в небольшом «заливе». Увеличению размеров этого залива вниз по течению мешает расположенная ниже термального урочища цокольная терраса, сложенная известняками и препятствующая размыванию берега реки в этом направлении. Вода, попавшая в этот залив, замедляет скорость течения и остывает прежде, чем снова выйдет в долину реки (рис. 2).

Таким образом, на Синевеемских ключах сами выходы термальных вод и расположенная ниже их территория промываются холодной пресной водой, поступающей сверху и с боков. Грифоны ключей во время половодья заносятся аллювием. О заглушении ключей говорят сведения о более низких температуре и дебите воды ключей, приведенные в позднейшей публикации (Крюков, 1981), по сравнению с более ранней (Геологическая..., 1963).

Вследствие особенностей расположения Синевеемских ключей их термальное урочище имеет некоторые специфические черты, отличающие их от большинства ключей на Чукотском п-ове. У ключей практически отсутствует теплая сухая и незасоленная зона выше грифонов. Разреженность растительности центральной части термального урочища, соответствующей зоне грифонов, у этих ключей объясняется не только влиянием выходов струй максимально горячей и соленой воды, но и сильным воздействием воды реки на эту часть урочища. Пойменная зона, расположенная в нижней части урочища, в глубине залива, ограничена в размерах, поэтому здесь не возникает экотон растительных сообществ, связанный с постепенным снижением температуры и солености воды по мере удаления от зоны грифонов. Тут даже наоборот, в самой нижней части урочища, у подножия высокой террасы, развиваются наиболее сомкнутые и богатые термо-галофильными видами сообщества.

В целом для этих ключей характерно слабое геоморфологическое расчленение территории термального урочища, в результате чего зоны в пределах термального урочища оказываются слабо экологически дифференцированными. В пределах тер-

мального урочища ключей можно выделить следующие зоны: I — фрагменты теплой сухой и незасоленной внепойменной зоны; II — зону грифонов; IIIa — пойменную максимально теплую, проточно увлажненную; IIIб — пойменную умеренно теплую и слегка застойно увлажненную; IV — периферийную зону с нивальной (а) и пойменной (б) частями (рис. 2).

Четких следов образования наледи в русле реки ниже ключей мы не обнаружили. Надо отметить, что во время работы на Синевеемских ключах мы не знали об этом интересном явлении — образовании наледей в русле водотоков, принимающих воду от теплых и холодных ключей в районах с присутствием вечной мерзлоты. Однако мы считаем, что на образование наледи в расширенной части русла р. Синевеем на 0.5 км ниже ключей указывает находка там галофильного вида *Primula borealis*, встреченного в этом районе; кроме того, на морском побережье в 15 км от места предполагаемой наледи.

Теплая и незасоленная зона, приуроченная к южной части термального урочища, представляет полосу шириной 10—15 м, охватывающую приречную часть низкой надпойменной террасы, рассеченной ручьями. Она включает несколько дренированных фрагментов террасы с сильно заснеженными склонами к долинам реки и ручьев. Здесь встречаются сообщества термофильных видов, избегающих сильно увлажненные и засоленные экотопы (*Chamaepericlymenum suecicum*), сообщества тундровых термофитов (*Galium boreale*, *Rubus arcticus*, *Festuca altaica*), сообщества видов нивальных (*Sibbaldia procumbens*) и малоснежных тундровых экотопов (*Dryas ajanensis*, *Salix sphenophylla*, *Kobresia myosuroides*). В сообществах этой зоны встречаются и другие термофильные бореальные и гипоарктические виды (*Trientalis europaea*, *Chamerion angustifolium*, *Epilobium hornemannii*).

Зона грифонов выражена плохо, площадь ее небольшая и в растительных сообществах мало специфических для этой зоны видов. На заливаемых водой галечниках присутствуют разреженные сообщества *Angelica gmelinii* с *Agrostis kudoi* и ситниковые (*Juncus haenkei*) с *Epilobium hornemannii*. На низких гривках встречаются сомкнутые сообщества *Deschampsia borealis* с *Angelica gmelinii*. На более высоких гривках широко распространены шикшевые сообщества с *Bromopsis arctica* или *Juncus haenkei*. В руслах с водой встречаются куртины *Juncus haenkei*.

В наиболее теплой части пойменной зоны с проточным увлажнением на террасах наибольшую площадь занимают сообщества *Carex cryptocarpa* с зелеными мхами. По краям террас, ближе к холодным ручьям, в этих сообществах в качестве примеси появляются менее теплолюбивые и менее солевыносливые осоки — *Carex rariflora*, *C. stans*, ивка *Salix fuscescens* и сообщества с господством *Carex rariflora*. В ложбинах с водой встречаются сообщества *Juncus haenkei* и *Deschampsia borealis*.

В части поймы с более застойным увлажнением хорошо выражены широкие (до 4 м) протоки и низкие гривки до 6 м шир. и 10 м дл. В ложбинах проток присутствуют сообщества *Juncus haenkei* с примесью *Carex rariflora*, *Hierochloë arctica*, *Montia lamprosperma* и зелеными мхами (*Mnium* sp.). В наиболее сухих местах проток в этих сообществах встречаются ивы *Salix pulchra*, *S. ovalifolia*. В понижениях с водой присутствуют единичные злаки (*Deschampsia* sp.), пленки водорослей и голая галька. На самых высоких частях гривок располагаются кустарничковые сообщества с господством *Empetrum subholarcticum*. На берегах проток встречены сообщества *Carex subspathacea*, на краях гривок, ближних к руслу реки — сообщества *Leymus interior* с примесью *Agrostis kudoi* и *Angelica gmelinii*. Моховой покров во всех этих сообществах развит очень слабо или отсутствует совсем.

Нивальный вариант периферийной зоны выражен наиболее четко в самой западной части термального урочища, где на склоне высокой террасы располагаются сверху вниз сообщества шикши, рододендрона камчатского, *Salix chamissonis* и сообщества шикши с примесью *Leymus interior*. Здесь также встречены *Diphasiastrum alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Sibbaldia procumbens*.

Пойменный вариант периферийной зоны выражен вдоль северной и северо-западной границы термального урочища. Для этого участка характерны низкие пойменные

гривки и плоскодонные мелкие русла. На гривках присутствуют слабо сомкнутые сообщества тундровых пионеров, тундровые пойменные сообщества *Leymus interior* и сообщества факультативных галофитов (*Deschampsia borealis*, *Carex glareosa*, *Angelica gmelinii*). В руслах с водой встречаются единичные растения *Deschampsia borealis*, но преобладают голая галька и песок. На более высоких гривках развиваются тундровые разнотравные сообщества с господством *Selaginella rupestris*, *Potentilla villosula*, *Artemisia glomerata* и сообщества с господством *Angelica gmelinii*, *Trisetum spicatum*, *Festuca altaica*, *Carex eleusinoides* с небольшим количеством мхов и лишайников.

Особенностью растительного покрова термального урочища Синевеемских ключей является наличие нескольких видов, встречающихся в сообществах практически всех зон (*Angelica gmelinii*, *Leymus interior*, *Empetrum subholarcticum*).

Локальная флора (ЛФ) сосудистых растений района Синевеемских ключей насчитывает 320 видов, относящихся к 133 родам и 46 семействам (Катенин, Секретарева, 1996). Парциальная флора (ПФ) сосудистых растений термального урочища (ТУ) этих ключей насчитывает 96 видов из 63 родов и 29 семейств и составляет 30% видов, 47.4% родов и 63% семейств ЛФ района ключей (см. список).

Ниже приводится список видов сосудистых растений парциальной флоры термального урочища Синевеемских ключей. В списке буквами обозначены: «О» — виды, встреченные в окрестностях ключей; «У» — на урочище.

Equisetaceae: *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — О, У; *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr — О, У.

Lycopodiaceae: *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub — О, У.

Selaginellaceae: *Selaginella rupestris* (L.) Spring — О, У.

Poaceae: *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — О, У; *H. arctica* C. Presl — У; *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal — О, У; *Agrostis kudoi* Honda — О, У; *Calamagrostis deschampsioides* Trin. — У; *C. purpurea* (Trin.) Trin. — О, У; *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev. — О, У; *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. — О, У; *Poa arctica* R. Br. — О, У; *P. malacantha* Kom. — О, У; *Dupontia psilosantha* Rupr. — О, У; *Festuca altaica* Trin. — О, У; *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil. — О, У; *Bromopsis arctica* (Shear) Holub — О, У; *Leymus interior* (Hult.) Tzvel. — О, У.

Cyperaceae: *Eriophorum polystachion* L. — О, У; *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — О, У; *Carex concolor* R. Br. (=*C. stans* Drej.) — О, У; *C. cryptocarpa* C. A. Mey. — У; *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth — О, У; *C. glareosa* Wahlenb. — У; *C. gmelinii* Hook. et Arn. — У; *C. maritima* Gunn. subsp. *setina* (Christ) Egor. — У; *C. nesophila* H. T. Holm — О, У; *C. podocarpa* R. Br. — О, У; *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — О, У; *C. rupestris* All. — О, У; *C. membranacea* Hook. — О, У; *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem. — У; *C. lachenalii* All. — О, У.

Juncaceae: *Juncus haenkei* E. Mey. — У; *J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. subsp. *borealis* (Tolm.) V. Novikov — О, У; *Luzula multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm. — О, У; *L. parviflora* (Ehrh.) Desv. subsp. *melanocarpa* (Michx.) Tolm. — У.

Liliaceae: *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — О, У.

Salicaceae: *Salix arctica* Pall. — О, У; *S. chamissonis* Anderss. — О, У; *S. fuscescens* Anderss. — О, У; *S. glauca* L. — О, У; *S. ovalifolia* Trautv. subsp. *glacialis* (Anderss.) Jurtz. et Petrovsky — У; *S. pulchra* Cham. — О, У; *S. sphenophylla* A. Skvorts. — О, У.

Betulaceae: *Betula exilis* Sukacz. — О, У.

Polygonaceae: *Rumex arcticus* Trautv. — О, У; *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky — О, У; *Koenigia islandica* L. — О, У; *Polygonum viviparum* L. — О, У.

Portulacaceae: *Montia lamprosperma* Cham. — О, У.

Caryophyllaceae: *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. — У; *S. ciliatosepala* Trautv. — О, У; *Cerastium jenisejense* Hult. — О, У; *Sagina intermedia* Fenzl — О, У; *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — У; *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeill — О, У; *Silene acaulis* (L.) Jacq. — О, У.

Ranunculaceae: *Anemone richardsonii* Hook. — О, У; *Thalictrum alpinum* L. — О, У.

Brassicaceae: *Cardamine pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — О, У; *Arabis kamtschatica* (Fisch.) Ledeb. — О, У.

Crassulaceae: *Rhodiola rosea* L. subsp. *integrifolia* (Rafin.) Petrovsky — О, У.

Saxifragaceae: *Saxifraga funstonii* (Small) Fedde — О, У; *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht. — О, У.

Rosaceae: *Rubus arcticus* L. — О, У; *Comarum palustre* L. — О, У; *Potentilla villosula* Jurtz. — О, У; *Sibbaldia procumbens* L. — О, У; *Dryas ajanensis* Juz. subsp. *beringensis* Jurtz. — О, У.

Fabaceae: *Astragalus alpinus* L. — О, У; *Hedysarum hedysaroides* L. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — О, У.

Callitrichaceae: *Callitriche palustris* L. — У.

Empetraceae: *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. — О, У.

Violaceae: *Viola epipsiloides* A. et D. Love — О, У.

Onagraceae: *Epilobium alpinum* L. — О, У; *E. hornemannii* Reichenb. — У; *E. palustre* L. — О, У; *Chamerion angustifolium* (L.) Holub — О, У.

Apiaceae: *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen. — У.

Cornaceae: *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn. — У.

Ericaceae: *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. — О, У; *Rhododendron camtschaticum* Pall. subsp. *glandulosum* (Standl.) Hult. — О, У; *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — О, У; *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — О, У; *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — О, У.

Primulaceae: *Trientalis europaea* L. — У.

Polemoniaceae: *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. — О, У.

Rubiaceae: *Galium boreale* L. — О, У; *G. brandegei* A. Gray — У.

Asteraceae: *Solidago compacta* Turcz. — О, У; *Antennaria compacta* Malte — О, У; *Artemisia arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — О, У; *A. glomerata* Ledeb. — О, У; *A. tilesii* Ledeb. — О, У.

Сравнение списков 10 ведущих семейств ЛФ района и ПФ термального урочища ключей (табл. 1) показывает, что 1-е и 2-е места в списках обеих флор занимают те же семейства (*Poaceae*, *Cyperaceae*), но доля их участия в ПФ термального урочища выше, чем в ЛФ района. Более высокие места в списке ведущих семейств ПФ занимают виды семейств *Salicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Juncaceae*, одновременно увеличилась и доля их участия в ПФ термального урочища. В список ведущих семейств ПФ вошли семейства *Ericaceae*, *Polygonaceae*, *Onagraceae*. В парциальной флоре ТУ, по сравнению с ЛФ района ключей, понизилось место и уменьшилось участие семейств *Asteraceae*, *Rosaceae*. Семейства *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, присутствующие в списке ведущих семейств ЛФ, не вошли в список ведущих семейств ПФ.

Во флоре ТУ ключей по сравнению с ЛФ района ключей значительно (на 16 %) сократилось участие видов арктической фракции, причем наиболее сильно (на 10 %) уменьшилось число метаарктических видов (табл. 2). Участие видов гипоарктической фракции во флоре ТУ ключей увеличилось на 9 %, а видов бореальной фракции почти на 7 %. При этом участие собственно бореальных видов увеличилось на 4 %, а арктобореальных почти на 3 %.

Значительные различия наблюдаются и в отношении участия в этих двух флорах видов разных долготных групп (табл. 2). Циркумполярные виды увеличили свое участие во флоре ТУ ключей на 7 %, а амфиберингийские почти на 4 %. Более чем на 3 % уменьшили свое участие в сложении флоры ТУ ключей евразиатские и сибирские виды и почти на 2 % преимущественно американские виды.

Отмечено (Полозова, Юрцев, 1981; Катенин, 1998), что во флоре непосредственного окружения ключей (ТУ) бывает больше одно- и двулетних видов, чем во флоре окрестных тундровых территорий. В случае Синевеемских ключей количество таких

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства локальной флоры района Синевеемских ключей и парциальной флоры термального урочища (ТУ) ключей

Ведущие семейства	Флора района ключей			Флора ТУ ключей		
	число видов	доля участия, %	место в списке	число видов	доля участия, %	место в списке
Poaceae	35	10.9	1	15	15.6	1—2
Cyperaceae	34	10.6	2	15	15.6	1—2
Asteraceae	26	8.1	3	5	5.2	5—7
Caryophyllaceae	21	6.6	4—7	7	7.3	3—4
Rosaceae	21	6.6	4—7	5	5.2	5—7
Saxifragaceae	21	6.6	4—7	2	2.1	
Brassicaceae	21	6.6	4—7	2	2.1	
Salicaceae	14	4.4	8—9	7	7.3	3—4
Ranunculaceae	14	4.4	8—9	2	2.1	
Juncaceae	13	4.1	10	4	4.2	8—10
Ericaceae	11	3.4		5	5.2	5—7
Polygonaceae	8	2.5		4	4.2	8—10
Onagraceae	6	1.9		4	4.2	8—10
Число:						
видов		320			96	
родов		133			63	
семейств		46			29	

видов во флоре ТУ лишь относительно больше (3 вида, 3.16 % флоры ТУ), чем во флоре района ключей (9 видов, 2.8 % видов этой ЛФ). По-видимому, это объясняется невысокой температурой воды и субстрата на территории ТУ, а также отсутствием во флоре ТУ заносных однолетних растений, как это наблюдалось на Кукуньских ключах (Катенин, 1998).

Кустарники и кустарнички на ТУ Синевеемских ключей встречаются довольно часто, что объясняется небольшими размерами ТУ ключей и размытыми границами между урочищем ключей и окружающими тундрами. Так, в ЛФ района ключей насчитывается 9 видов кустарников и 27 видов кустарничков, вместе они составляют 11.3 % всей флоры района. Во флоре ТУ ключей содержится 4 вида кустарников и 11 видов кустарничков, которые вместе составляют 15.6 % флоры ТУ. Характерными для флоры ТУ являются кустарнички нивальных экотопов (*Salix chamissonis*, *Loiseleuria procumbens*), засоленных мест (*Salix ovalifolia*) и пойменных экотопов (*Empetrum subholarcticum*). Остальные виды кустарников и кустарничков встречаются в тундровых сообществах, заходящих на территорию урочища по его краям.

Парциальную флору термального урочища Синевеемских ключей можно подразделить на 2 части на основании степени связи ее видов с ЛФ района ключей (см. список). Первая часть — это виды, которые встречаются как на ТУ ключей, так и на окружающей ТУ территории, вне области непосредственного влияния ключей. Она насчитывает 78 видов и составляет 81.2 % всей флоры ТУ. Эти виды можно назвать интегрирующими. Вторая часть — виды, произрастающие только на ТУ и не встречающиеся в тундровых окрестностях ключей. Они являются характерными видами Синевеемских ключей и их можно назвать дифференцирующими. Эта часть насчитывает 18 видов и составляет 18.8 % всей флоры ТУ ключей.

Анализ таксономической структуры парциальной флоры ТУ и ее частей (табл. 3) показал, что среди интегрирующих видов, в отличие от дифференцирующих, отсутствуют представители 5 семейств: *Callitrichaceae*, *Apiaceae*, *Cornaceae*, *Primulaceae*, *Rubiaceae*. Обе эти группы имеют в своем составе представителей 6 следующих семейств: *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Onagraceae*, *Juncaceae*.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов во флорах района Синевеемских ключей и термального урочища (ТУ) этих ключей

Географические группы видов	Флора района ключей (320 видов)		Флора ТУ ключей (96 видов)	
	число видов	% от флоры района	число видов	% от флоры района
Широтные				
1. **Арктическая фракция**	198	61.9	44	45.8
Арктические виды	53	16.6	13	13.5
Метаарктические виды	82	25.6	15	15.6
Арктоальпийские виды	63	19.7	16	16.7
2. **Гипоарктическая фракция**	77	24.0	32	33.3
3. **Бореальная фракция**	45	14.1	20	20.8
Арктобореальные виды	38	11.9	14	14.6
Бореальные виды	7	2.2	6	6.2
Долготные				
Циркумполярные виды	115	36.0	41	42.7
Амфиокеанические виды	9	2.8	5	5.2
Сибирско-американские виды	26	8.1	5	5.2
Евразиатские виды	2	0.6	—	—
Сибирские виды	12	3.8	1	1
Чукотские виды	12	3.8	—	—
Западноамериканско-евразиатские виды	44	13.8	12	12.5
Амфиберингийские виды	81	25.3	28	29.2
Преимущественно американские виды	19	5.9	4	4.2

Примечание. Название географических групп и отнесение к ним видов обеих флор приведены по: Катенин, Секретарева (1996).

Эти семейства являются ведущими как в парциальной флоре, так и в обеих ее частях. Только среди интегрирующих видов присутствуют представители 18 семейств, 5 из которых входят в число ведущих семейств этой группы, а другие 4 семейства являются ведущими во всей парциальной флоре ТУ (*Rosaceae*, *Ericaceae*, *Asteraceae*, *Polygonaceae*).

Характерные виды ТУ ключей мы подразделяем на 3 группы: 8 видов (44 % всей группы), встречающихся на ТУ большинства термоминеральных ключей Чукотского п-ова и названных (Полозова, Юрцев, 1981) специфическими для ключей Чукотского п-ова; 7 (39 %) галофильных видов морских побережий Чукотского п-ова и 3 (17 %) прочих характерных вида различного происхождения и экологии, переносящих слабое засоление и повышение температуры субстрата (табл. 4).

Специфические виды (8 видов) относятся к 8 семействам. Среди них 2 вида гало-термофита (*Carex cryptocarpa*, *Juncus haenkei*). На ТУ они растут по берегам русел и на низких увлажненных гривках поймы. На Чукотке они произрастают на морских побережьях, но встречаются и на значительном удалении от моря. 2 других вида (*Epilobium hornemannii*, *Chamaepericlymenum suecicum*) можно назвать гало-толерантными термофитами. Они растут по морским побережьям или по берегам ключей с холодной слабо минерализованной или пресной водой. Остальные 4 специфических вида не являются галофитами и растут по берегам ручьев, на отмелях и в мелких водоемах (*Callitriche palustris*), в прибрежных кустарниковых зарослях и лугах в долинах рек (*Stellaria calycantha*, *Trientalis europaea*, *Galium brandegei*).

ТАБЛИЦА 3

Таксономическая структура флоры термального урочища (ТУ) Синевеемских источников и ее частей

Семейства	Парциальная флора ТУ			Виды, общие для флоры ТУ и окрестностей ключей			Виды, встреченные только на ТУ ключей		
	число видов	доля участия, %	место в списке	число видов	доля участия, %	место в списке	число видов	доля участия, %	место в списке
Poaceae	15	15.6	1—2	13	16.6	1	2	11.0	2—4
Cyperaceae	15	15.6	1—2	10	13.0	2	5	27.8	1
Salicaceae	7	7.3	3—4	6	7.7	3	1	5.6	5—11
Caryophyllaceae	7	7.3	3—4	5	6.4	4—7	2	11.0	2—4
Rosaceae	5	5.2	5—7	5	6.4	4—7	—	—	—
Ericaceae	5	5.2	5—7	5	6.4	4—7	—	—	—
Asteraceae	5	5.2	5—7	5	6.4	4—7	—	—	—
Polygonaceae	4	4.2	8—10	4	5.1	8	—	—	—
Onagraceae	4	4.2	8—10	3	3.8	9	1	5.6	5—11
Juncaceae	4	4.2	8—10	2	2.6	10	2	11.0	2—4
Equisetaceae	2	2.1		2	2.6	10	—	—	—
Ranunculaceae	2	2.1		2	2.6	10	—	—	—
Brassicaceae	2	2.1		2	2.6	10	—	—	—
Saxifragaceae	2	2.1		2	2.6	10	—	—	—
Fabaceae	2	2.1		2	2.6	10	—	—	—
Callitrichaceae	1	1.1		—	—	—	1	5.6	5—11
Apiaceae	1	1.1		—	—	—	1	5.6	5—11
Cornaceae	1	1.1		—	—	—	1	5.6	5—11
Primulaceae	1	1.1		—	—	—	1	5.6	5—11
Rubiaceae	1	1.1		—	—	—	1	5.6	5—11
Lycopodiaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Selaginellaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Liliaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Betulaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Portulacaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Crassulaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Empetraceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Violaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Polemoniaceae	1	1.1		1	1.3		—	—	—
Число (доля участия, %):									
видов	96(100)			78(81.2)			18(18.8)		
родов	63(100)			57(90.5)			14(22.0)		
семейств	29(100)			24(82.8)			11(38.0)		

Приморские галофиты (7 видов) относятся к 4 семействам, из них 4 вида принадлежат сем. *Cyperaceae* и по 1 виду — семействам *Poaceae*, *Salicaceae*, *Apiaceae*. 4 вида-галофита широко распространены по суглинистым и супесчаным субстратам на побережьях Чукотки и не заходят на удаленные от моря незасоленные территории (*Calamagrostis deschampsioides*, *Carex glareosa*, *C. subspathacea*, *Salix ovalifolia*). *Carex gmelinii* встречается только на побережье восточной части Чукотского п-ова и Южной Чукотки. *Carex maritima* произрастает на морских побережьях, но довольно обычна и в незасоленных увлажненных местах вне морских побережий. *Angelica gmelinii* произрастает по берегу моря на опресненных песчаных валах и дюнах.

3 вида третьей группы, характерные для ТУ только Синевеемских горячих ключей, относятся к 3 семействам. 2 вида этой группы встречаются на хорошо укрытых снегом

ТАБЛИЦА 4

Характерные виды термального урочища Синевеемских ключей

Группы видов, виды	Долготная группа	Широтная группа	Типы ареалов в пределах Чукотской провинции	Экотипы
I. Специфические для горячих ключей Чукотского п-ова (44 %)				
Trientalis europaea	ЗА-ЕА	Б	4	1
Stellaria calycantha	Ц	ГА	5	1
Galium brandegei	Ц	ГА-М	4	2
Callitriche palustris	Ц	Б	4	3
Chamaepericlymenum suecicum	АО	ГА	5	4
Epilobium hornemannii	АО	ГА-М	5	5
Carex cryptocarpa	АО	Б	5	6
Juncus haenkei	АБЕ	Б	5	6
II. Приморские галофиты (39%)				
Calamagrostis deschampsioides	Ц	А	2	7
Carex glareosa	Ц	ГА	1	7
C. subspathacea	Ц	А	1	7
Salix ovalifolia subsp. *glacialis*	АБЕ	А	3	7
Carex gmelinii	АБЕ	Б	5	6
C. maritima subsp. *setina*	Ц	А	1	8
Angelica gmelinii	АО	АБ	5	4
III. Характерные для ТУ только Синевеемских ключей (17 %)				
Luzula parviflora subsp. *melanocarpa*	АБЕ	ГА-М	5	1
Moehringia lateriflora	Ц	АБ	2	1
Hierochloё arctica	Ц	ГА-М	5	5

Примечание. Сокращенные названия географических элементов и отнесение видов к ним приведены в соответствии с табл. 1: ЗА-ЕА — западноамериканско-евразиатский, Ц — циркумполярный, АО — амфиокеанический, АБЕ — амфиберингийский; Б — бореальный, ГА — гипоарктический, ГА-М — гипоарктомонтанный, АБ — арктобореальный, А — арктический.

Типы ареалов в пределах Чукотской флористической провинции. 1 — виды присутствующие во всей провинции; 2 — во всей провинции кроме о-ва Врангеля; 3 — в Континентально-, Берингийско-Чукотской и Врангелевской подпровинциях и отсутствуют в Южно-Чукотской подпровинции; 4 — в Берингийско- и Южно-Чукотской подпровинциях и в Западно-Чукотском округе Континентально-Чукотской подпровинции; 5 — в Переходном округе и в Берингийско- и Южно-Чукотской подпровинциях.

Экотипы. 1 — мезотермный негалофильный мезофит, 2 — мезотермный негалофильный гигрофит, 3 — мезотермный негалофильный гидрофит, 4 — мезотермный галотолерантный мезофит, 5 — мезотермный галотолерантный гигромезофит, 6 — мезотермный гало-гигрофит, 7 — микротермный гало-гигрофит, 8 — микротермный гало-гигромезофит.

зимой местах по берегам водотоков с луговыми сообществами или под пологом зарослей высоких кустарников (*Luzula parviflora* subsp. *melanocarpa*, *Moehringia lateriflora*). *Hierochloё arctica* растет вне морских побережий по берегам ручьев с пресной водой или вблизи морских побережий и у холодных и теплых минеральных источников по берегам водоемов со слегка соленой водой.

В табл. 4 указывается принадлежность всех характерных видов флоры термального урочища к широтным и долготным фракциям, к типам ареалов в пределах Чукотской флористической провинции и к основным экотопам по факторам температуры, влажности и засоления. На основании приведенных в таблице данных можно получить представление о степени однородности выделенных нами подгрупп видов, об их своеобразии и о близости их друг к другу.

Для определения распространения характерных видов ТУ в пределах Чукотской флористической провинции были классифицированы их ареалы в этом регионе. При этом использовались данные о распространении этих видов, приведенные в обзоре географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры (Юрцев и др., 1979).

Комплексная экологическая характеристика видов составлена с учетом отношения видов к температуре, засолению и влажности (мезотермный, микротермный; негалофит, галотолерантный, галофит; мезофит, гигромезофит, гигрофит, гидрофит). На основании этих характеристик все виды термального урочища отнесены к 8 экотипам (табл. 4).

Специфические виды горячих ключей Чукотского п-ова, за редким исключением, не встречаются вне термальных урочищ ключей. Своеобразный и довольно богатый набор экотипов видов этой группы соответствует набору экотопов, свойственных термальному урочищу ключей. Это виды сухих, теплых и незасоленных мест; виды теплых, сильно увлажненных и засоленных мест и виды менее теплых, умеренно увлажненных и менее засоленных мест. Общим для всех них является теплолюбивость, а галофильность и влаголюбие проявляется у них в различной степени. Поэтому все специфические виды являются мезотермными, но относятся к 4 вариантам влажности и 3 вариантам засоления. В соответствии с набором экотипов (большинство — мезотермные виды) находится и принадлежность специфических видов к 2 широтным элементам — бореальным и гипоарктическим видам, а также распространение видов в пределах Чукотской провинции. Большинство (5) видов — в Берингийско-Чукотской подпровинции (около ключей) и в Южно-Чукотской подпровинции, т. е. в пределах подзоны южных гипоарктических тундр, и 3 вида — в этих двух подпровинциях и в одном округе Континентально-Чукотской подпровинции.

Приморские галофиты приурочены на термальном урочище ключей к холодным или слабо нагретым, но засоленным субстратам. Они встречаются вне терм по всем морским побережьям Чукотского п-ова: 3 вида по всей Чукотской провинции, 1 вид — не встречен только на о-ве Врангеля, 1 вид отсутствует в Южно-Чукотской подпровинции и лишь 2 вида приурочены исключительно к Берингийско- и Южно-Чукотской подпровинциям. Большинство из них — 5 видов являются микротермными видами, 6 — галофитами и 5 — гигрофитами. Только в этой группе есть 4 арктических вида.

Виды, характерные для термального урочища только Синевеемских ключей, менее своеобразны в отношении большинства характеристик, приведенных в табл. 4. Они наиболее близки специфическим видам — все они мезотермные, негалофильные виды и большинство их — мезофиты. Как и специфические виды, они относятся к бореальной и гипоарктической фракциям; в пределах Чукотской провинции 2 вида отмечены в Берингийско- и Южно-Чукотской подпровинциях, а 1 вид встречается во всей провинции кроме о-ва Врангеля. Эти виды являются теплолюбивыми растениями, находящими на Чукотском п-ове теплые летом и укрытые снегом зимой местообитания и вне урочищ горячих ключей. В ряде мест они произрастают как в районе ключей, так и на их термальных урочищах, в других — только на термальных урочищах.

Заключение

Синевеемские ключи не являются уникальными по многим показателям флоры и растительности. Они представляют еще один вариант термоминеральных ключей на полуострове и дают материал для выработки статистически достоверной характеристики флоры и растительности термальных урочищ всей совокупности ключей полуострова.

Разбавление термоминеральных вод источников пресной водой соседней реки и ручьев, засорение грифонов речным аллювием и слабое укрытие территории ключей

ТАБЛИЦА 5

Состав и структура характерных видов в пределах парциальных флор термальных урочищ (ТУ) Кукуньских и Синевеемских горячих ключей

Группы видов	Кукуньские ключи 19 видов (4 вида)	Синевеемские ключи 18 видов (2 вида)
I. **Специфические для горячих ключей Чукотского п-ова**	10 видов (2 вида); 53 %	8 видов; 44 %
Carex cryptocarpa	+	+
Stellaria calycantha	+	+
Epilobium hornemannii	+	+
Trientalis europaea	+	+
Galium brandegei	+	+
Chamaepericlymenum suecicum	+ (+)	+
Athyrium cyclosorum	+	—
Agrostis scabra	+	—
Juncus ambiguus subsp. *ossoraicus*	+	—
Rorippa palustris	+	—
Plantago major	+	—
Puccinellia hauptiana	+ (+)	—
Callitriche palustris	—	+
Juncus haenkei	—	+
II. **Характерные для ТУ только одних ключей**	4 вида; 21 %	3 вида (2 вида); 17 %
Arabis kamtschatica	+	+ (+)
Epilobium palustre	+	+ (+)
Stellaria crassifolia	+	—
S. umbellata	+	—
Luzula parviflora subsp. *melanocarpa*	— (+)	+
Moehringia lateriflora	—	+
Hierochloë arctica	—	+
III. **Приморские галофиты**	0 видов (2 вида)	7 видов; 39 %
Calamagrostis deschampsioides	+ (+)	+
Angelica gmelinii	+ (+)	+
Carex glareosa	— (+)	+
C. subspathacea	—	+
C. gmelinii	—	+
C. maritima subsp. *setina*	—	+
Salix ovalifolia subsp. *glacialis*	—	+
IV. **Местные, занесенные человеком**	5 видов; 26 %	0 видов
Agrostis stolonifera	+	—
Poa pratensis	+	—
Polygonum humifusum	+	—
Erysimum cheiranthoides	+	—
Tripleurospermum hookeri	+	—

Примечание. Цифры вне скобок — число видов, встреченных только на термальном урочище ключей; в скобках — число видов, встреченных как на термальном урочище, так и вне его; «+», «—» присутствие и отсутствие видов в парциальной флоре термального урочища; (+) — присутствие видов во флоре окрестностей ключей.

от ветров, сдувающих «шапку» теплого воздуха над ключами, приводят к формированию небольшого по площади термального урочища, слабо дифференцированного на эколого-биологические зоны. Эти неблагоприятные условия оказывают влияние на флору термального урочища (ТУ) Синевеемских ключей, что видно при сравнении парциальных флор (ПФ) ТУ Синевеемских и Кукуньских (Катенин, Резванова, 1998) ключей (табл. 5).

Парциальная флора ТУ Синевеемских ключей составляет 30% ЛФ района этих ключей, а ПФ ТУ Кукуньских ключей 34% ЛФ их района. Группа видов, встреченных только на ТУ Синевеемских ключей (характерные виды), составляет 19% ПФ ТУ этих ключей, в то время как аналогичные виды в ПФ ТУ Кукуньских ключей составляют 31%. Во флоре ТУ Синевеемских ключей отсутствуют виды 4 семейств (*Polypodiaceae*, *Polygonaceae*, *Plantaginaceae*, *Asteraceae*), которые представлены во флоре ТУ Кукуньских ключей. Во флоре ТУ Кукуньских ключей нет представителей только 2 семейств (*Salicaceae*, *Callitrichaceae*), встреченных на ТУ Синевеемских ключей.

Числа характерных видов для ТУ Кукуньских и Синевеемских ключей почти одинаковы: 19 и 18 видов соответственно (табл. 5). Видовой состав этих 2 групп, однако, сильно различается, что видно при разбивке видов на группы по степени приуроченности их к ключам и другим экотопам. Так, среди характерных видов ТУ Синевеемских ключей нет местных видов, занесенных на их территорию человеком, в то время как в числе характерных видов ТУ Кукуньских ключей, где ранее были птицеферма и теплицы, 5 таких видов. Среди характерных видов ТУ Синевеемских ключей встречено 7 видов приморских галофитов и только 2 из них встречены как на ТУ, так и в районе Кукуньских ключей, а 1 вид найден только вне ТУ этих ключей. Можно говорить о большом участии приморских галофитов в составе флоры и в сложении растительных сообществ на ТУ Синевеемских ключей.

Среди характерных видов ТУ Кукуньских ключей — 12 специфических видов, а на ТУ Синевеемских ключей таких видов 8. Общими для флор ТУ обоих ключей являются 6 специфических видов, но 1 из них (*Chamaepericlymenum suecicum*) на Кукуньских ключах встречается и за пределами ТУ. Только для флоры ТУ Кукуньских ключей свойственно 6 специфических видов, а только для флоры ТУ Синевеемских ключей — 2 вида. Среди специфических термофильных видов, встреченных на ТУ обоих ключей, преобладают виды, свойственные флорам ТУ большинства (от 5 до 8) термальных источников Чукотского п-ова (Полозова, Юрцев, 1981). Специфические виды, встреченные только на Синевеемских ключах, тоже свойственны флорам ТУ многих ключей (от 4 до 5). В то время как специфические виды, свойственные только ТУ Кукуньских ключей, отмечены кроме них еще на 2—4 ключах Чукотского п-ова (*Puccineliia hauptiana*, *Juncus ambiguus*, *Rorippa palustris*, *Plantago major*). Эти виды являются уникальным, большей частью реликтовым элементом флоры ТУ Чукотских ключей. Это значит, что для Синевеемских ключей характерен неоригинальный набор видов, широко распространенных на ТУ других чукотских ключей.

Видов, характерных для флоры ТУ только одних ключей, на Кукуньских ключах 4, а на Синевеемских — 3 (табл. 5). Из этих 7 видов 2 характерны для флоры ТУ обоих ключей, по 2 вида найдено на ТУ только одних ключей, а 1 вид входит во флору ТУ Синевеемских ключей и встречается только вне ТУ в районе Кукуньских ключей.

Наиболее заметной особенностью совокупности характерных видов ТУ Синевеемских ключей, отличающей ее от характерных видов ТУ Кукуньских ключей, является наличие большого количества микротермных и мезотермных галофитов, встречающихся, кроме того, на морских побережьях Чукотского п-ова. Вероятно, это вызвано низкой температурой воды, сильной ее соленостью (минерализация ее 8.7 г/кг, что выше средней минерализации у ключей Чукотского п-ова) и преобладанием солей, сложенных катионами Na+K, Ca и анионами Cl (Крюков, 1981). Кроме того, соленые воды источника, задерживаясь в заливе в нижней (юго-западной) части

термального урочища, сильно засоляют субстрат и создают благоприятные условия для произрастания здесь галофильных и галотолерантных видов.

В целом среди характерных видов Синевеемских ключей (18 видов) — 9 (50%) видов галофитов, 6 (33%) галотолерантных видов и 3 (17%) негалофильных вида. Среди характерных видов ТУ Кукуньских ключей (19 видов), имеющих почти в 2 раза менее минерализованную воду (4.5 г/кг; Крюков, 1981), только 3 (16%) вида галофита, 7 (37%) галотолерантных видов и 9 (47%) негалофильных видов. Если среди характерных видов ТУ Синевеемских ключей 1-е место по числу видов занимают облигатные галофиты, а последнее — негалофиты, то среди аналогичных видов Кукуньских ключей, наоборот, первое место — негалофиты и последнее — облигатные галофиты. Во всех группах, выделенных среди характерных видов, процент галофитов на Синевеемских ключах выше, а негалофитов ниже, чем на Кукуньских ключах.

Мы считаем, что природоохранным органам Чукотского национального округа следует внести Синевеемские ключи в список охраняемых природных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геологическая карта СССР (Пояснительная записка). М., 1963.

Катенин А. Е. Анализ флоры Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 38—52.

Катенин А. Е., Резванова Г. С. Очерк флоры и растительности района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 15—27.

Катенин А. Е., Секретарева Н. А. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 66—81.

Крюков Ю. В. Геолого-гидрогеологическая характеристика участка Гильмимлинейских термоминеральных источников / Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 22—40.

Полозова Т. Г., Юрцев Б. А. Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения / Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 94—121.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Katenin A. E. The peculiarities of vegetational zonation of the Chukotka Peninsula // Arctic Research. Advances and prospects. Moscow, 1990. Pt 2. P. 253—255.

SUMMARY

Flora and vegetation of the Sineveem hot springs (not investigated by botanists before) were studied. Their thermal area is small and has weakly expressed biotopical zonation because of location in the river bed and poor protection from winds.

The thermal area flora comprises 96 species, which form 30 % of the whole flora of the springs region. We distinguish within it 78 integrating species (81 %) common with the regional flora and 18 characteristic or differentiating species (19 %) restricted to the thermal area.

Characteristic species are subdivided into specific, common to the majority of the hot springs of Chukchi Peninsula (8 species; 44 % of characteristic species), coastal halophytes (7; 39 %) and species restricted to the thermal area of the Sineveem springs only (3; 17 %). Specific species are boreal or hypoarctic ones. Within Chukotka they are found in the east of Chukchi Peninsula (northern hypoarctic tundra subzone) — only in the hot spring vicinities and in the south of continental Chukotka (southern hypoarctic tundra subzone). All of them are mesothermic species, but differ in the attitude toward humidity and salinity of substrate. More than a half of coastal halophytes are the arctic species. The most of them inhabit the northern and southern coasts of Chukotka; 2 species occur only in the east and south of Chukotka; 6 species are hygrohalophytes; 1 mesophylous halotolerant species; all of them are microthermic species. The other characteristic species are nonhalophytic or halotolerant mesothermic mesophytes, boreal or hypoarctic species, which occur in the east of the Chukchi Peninsula and in the south of Chukotka. In some regions of Chukotka they are typical only for the thermal areas of the hot springs, in others occur both in and out side the spring area.

Unlike the springs of Chukchi Peninsula studied by botanists before, the Sineveem springs are characterized by a high quota of halophytes in the flora, as well as in the plant communities composition of their thermal area.

The nature of the Sineveem hot springs needs protection because the rare plant species and biocoenoses are concentrated here.

УДК 581.46:582.734.4 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© В. Н. Годин

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ ГОРНОГО АЛТАЯ

V. N. GODIN. SEXUAL STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) IN NATURAL CONDITIONS OF MOUNTAIN ALTAI

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 26.03.2001

Приведены результаты изучения половой дифференциации 21 ценопопуляции вида *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, произрастающего в различных эколого-фитоценотических условиях Горного Алтая. Выявлены основные типы растений: диплоидные моноэцичные (2n = 14) и гексаплоидные триэцичные (2n = 42). Количество ценопопуляций гексаплоидных триэцичных растений возрастает при увеличении высоты над уровнем моря и при переходе от степных к субальпийским луговым сообществам. В ценопопуляциях триэцичных растений преобладают обоеполые (от 64 до 91 %) или женские (от 45 до 68 %) особи. Соотношение особей-носителей мужских и женских гамет в разных ценопопуляциях *P. fruticosa* близко к теоретически ожидаемому 1 : 1 и не зависит от эколого-фитоценотических условий.
Ключевые слова: ценопопуляция, половая дифференциация, *Pentaphylloides fruticosa*.

Половая структура ценопопуляций цветковых растений может служить одной из биологических характеристик вида. Однако сведения по этой проблеме малочисленны и фрагментарны (Ценопопуляции..., 1988; Демьянова, 1990; Старшова, Баранникова, 1998). Специалисты в области ценопопуляционной экологии, разрабатывая общую методику изучения ценопопуляций, редко обращают внимание на сексуализацию, считая, что для выявления общих закономерностей жизни ценопопуляции этой стороной можно пренебречь. В то же время соотношение особей разных половых форм определяет пыльцевой режим в фитоценозах, успешность семенного размножения и, следовательно, оказывает влияние на адаптационные возможности ценопопуляций, их самовозобновление и самоподдержание (Волкович, 1972, 1980).

В качестве объекта наших исследований был выбран *Pentaphylloides fruticosa* — вид с циркумполярным дизъюнктивным ареалом. *P. fruticosa* встречается в Северной Америке, Европе, Юго-Восточной и Центральной Азии, частично заходит в Среднюю Азию и горные системы Урала и Кавказа. У *P. fruticosa* обнаружена внутривидовая полиплоидия: число хромосом колеблется от ди- до октоплоидного уровня при основном числе x = 7 (Соколовская, 1982). По данным A. J. Richards (1975), диплоиды формируют только обоеполые цветки, тетраплоиды — обоеполые или однополые, гекса- и октоплоиды — только однополые.

Из литературных источников известны только данные о соотношении особей разных половых форм в популяциях *P. fruticosa* Северной Англии, Западной Ирландии и островов Балтийского моря. G. Tornblom (1911) и D. H. Parbrook (1957, цит. по: Elkington, Woodell, 1963) установили значительное преобладание женских особей (63 %) над мужскими (37 %) в популяциях тетраплоидных диэцичных растений на севере Англии и островах Балтийского моря. В то же время T. T. Elkington и S. R. J. Woodell (1963) в популяциях тетраплоидных растений Западной Ирландии

обнаружили преобладание мужских особей над женскими (67 и 33 % соответственно). Richards (1975) выявил меж- и внутрипопуляционную вариацию численности женских растений от 33 до 59 % и преобладание мужских форм (55.3 %) в популяциях на севере Англии. Популяции диплоидных растений из Северной Америки состоят только из обоеплодных особей (Elkington, Woodell, 1963).

Сопоставление имеющихся данных показывает, что в северо-западной части Евразии *P. fruticosa* существует в виде ценопопуляций 2 типов: двудомных, с преобладанием женских или мужских растений, и однодомных, состоящих только из обоеполых растений. Сведения о половой структуре ценопопуляций из азиатской части ареала отсутствуют. Целью нашей работы было изучение половой дифференциации *P. fruticosa* и выявление влияния на половую структуру ценопопуляций различных эколого-фитоценотических условий.

Материал и методика

На территории Горного Алтая *P. fruticosa* встречается во всех растительных поясах на высотах от 600 до 2400 м над ур. м., часто образуя сплошные заросли (Куминова, 1960). Исследования проводили в период с 1997 по 1999 г. в разных фитоценотических условиях Горного Алтая. В маршрутных исследованиях изучалась фитоценотическая приуроченность вида. Числа хромосом для всех ценопопуляций приведены по работе В. М. Триль с соавт. (1990). Изучена 21 ценопопуляция *P. fruticosa* в степных, луговых, лесных и субальпийских луговых сообществах.

Степные сообщества (1—3). 1. Пятилистниково-разнотравно-злаковая луговая степь, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя — 65—75 %, проективное покрытие (ПП) *P. fruticosa* — 45 % (Онгудайский р-н, окр. с. Каракол, высота над ур. м. 600—800 м, 2n = 14). 2. Пятилистниково-разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Усть-Коксинский р-н, окр. с. Усть-Кан, высота над ур. м. 1000 м, 2n = 14). 3. Пятилистниково-мелкодерновинно-злаковая степь, ОПП — 60—80 %, ПП *P. fruticosa* — 25—30 % (Онгудайский р-н, окр. с. Теньга, высота над ур. м. 800 м, 2n = 14).

Луговые сообщества (4—11). 4. Пятилистниково-разнотравно-щучковый низинный луг, ОПП — 80 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Онгудайский р-н, окр. с. Ело, высота над ур. м. 1000 м, 2n = 14). 5. Лесной суходольный пятилистниково-злаково-разнотравный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 1700—1800 м, 2n = 14). 6. Лесной суходольный пятилистниково-разнотравный-злаковый луг, ОПП — 90—95 %, ПП *P. fruticosa* — 45—50 % (Шебалинский р-н, окр. с. Ширгайта, высота над ур. м. 800—1000 м, 2n = 42). 7. Лесной суходольный пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 95 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Усть-Улаганский р-н, окр. с. Усть-Улаган, высота над ур. м. 1800 м, 2n = 42). 8. Лесной суходольный кустарниково-злаково-разнотравный луг, ОПП — 60 %, ПП *P. fruticosa* — 20 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2100 м, 2n = 42). 9. Кустарниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 95 %, ПП *P. fruticosa* — 15 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2200—2400 м, 2n = 42). 10. Кустарниково-разнотравно-злаковый низинный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 10 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2100 м, 2n = 14). 11. Лесной суходольный пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 80 %, ПП *P. fruticosa* — 15 % (Онгудайский р-н, Семинский перевал, высота над ур. м. 1700 м, 2n = 42).

Лесные сообщества (12—15). 12. Редкостойный лиственничный кустарниково-разнотравно-злаковый лес, ОПП — 80 %, ПП *P. fruticosa* — 65—70 % (Усть-Коксинский р-н, окр. с. Юстик, высота над ур. м. 1200—1300 м, 2n = 14). 13. Прирусловый еловый кустарниковый разнотравно-злаковый лес, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 50 % (Шебалинский р-н, окр. с. Топучая, высота над ур. м. 1200 м, 2n = 42). 14. Лиственничный кустарниково-разнотравно-мятликовый лес по степному

каменистому склону, ОПП — 35—40 %, ПП *P. fruticosa* — 20—25 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря, высота над ур. м. 2200 м, 2n = 42). 15. Елово-березовый кустарниковый разнотравно-злаковый долинный лес, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 15 % (Онгудайский р-н, окр. с. Шашикман, высота над ур. м. 800 м, 2n = 14).

Субальпийские луговые сообщества (16—20). 16. Субальпийский кустарниково-разнотравно-манжетковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2200 м, 2n = 42). 17. Субальпийский кустарниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 80—90 %, ПП *P. fruticosa* — 15—20 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2100 м, 2n = 42). 18. Субальпийский пятилистниково-разнотравный луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 15 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2200 м, 2n = 14). 19. Субальпийский пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 20 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2400 м, 2n = = 42). 20. Субальпийский пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 25 % (Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 2400 м, 2n = 42).

Интразональная растительность (21). 21. Заросли *Pentaphylloides fruticosa* по каменистому берегу р. Катунь, ОПП — 20 %, ПП *P. fruticosa* — 30—35 % (Усть-Коксинский р-н, окр. с. Тюнгур, высота над ур. м. 600—800 м, 2n = 14).

Изученные ценопопуляции *P. fruticosa* приурочены к различным поясам в пределах 3 хребтов Центрального и Юго-Восточного Алтая — Семинского, Курайского и Чихачевского. Изоляция ценопопуляций в пределах одного хребта участками леса, препятствующими панмиксии, диаспория в форме автохории, медленное вегетативное разрастание или полное его отсутствие — все это позволяет считать изученные ценопопуляции достаточно обособленными. Половую структуру ценопопуляций Е. И. Демьянова (1990) рассматривает как соотношение особей разных половых форм, т. е. в качестве счетной единицы она использует особь. *P. fruticosa* относится к типу моноцентрических биоморф (Комаревцева, Годин, 2000), что позволяет нам использовать в качестве счетной единицы особь.

Половую структуру ценопопуляций изучали с помощью 2 ценопопуляционных методов: метода учетных площадок и метода ходовых линий (Ценопопуляции..., 1988; Демьянова, 1990). При этом собирали цветки со всех растений подряд, независимо от их обилия. Поскольку все цветки одного растения одного полового типа, в средней части побегов собирали 4—5 цветков и фиксировали их в отдельные марлевые мешочки в уксусном алкоголе (Паушева, 1974). В процессе камеральной обработки просматривались все зафиксированные цветки и определялись половые формы особей. Классификация половых форм приведена по работе Е. Л. Кордюм и Г. И. Глущенко (1976).

В ценопопуляциях № 14 и 16 изучение половой структуры проводили также с помощью метода трансект. Для этого закладывали 20—30 площадок размером 2 × 2 м в виде трансекты и проводили полное картирование всех особей *P. fruticosa* с учетом их полового статуса. Для сравнительной характеристики 2 методов изучения половой структуры ценопопуляций (метод ходовых линий и учетных площадок) проводился дифференцированный учет частот половых форм в 2 ценопопуляциях (№ 14 и 16). Как показали вычисления, различий между частотами носителей мужских и женских гамет в пределах одной ценопопуляции, изученной различными методами, не наблюдается ($\chi^2 = 0.124—1.461$; $\chi^2_{01} = 6.635$ при $P > 0.01$). Следовательно, оба метода могут быть использованы при изучении половой структуры ценопопуляций.

Для оценки степени отклонения фактических численностей особей-носителей мужских и женских гамет от теоретически ожидаемого соотношения 1 : 1 был использован критерий хи-квадрат (χ^2).

Результаты и обсуждение

В основе суждения о половой структуре ценопопуляции лежат такие показатели, как наличие определенных половых типов цветков, их сочетание у одной особи или распределение между группами особей, соотношение особей разных половых форм.

Для *P. fruticosa* характерна половая дифференциация, проявляющаяся на 3 структурных уровнях организации. На органном уровне это выражается в наличии 3 типов цветков — мужских, женских и обоеполых. На организменном уровне характерно существование особей 3 форм — мужских, женских и обоеполых. На популяционном уровне половая дифференциация проявляется в наличии ценопопуляций, состоящих из обоеполых растений, и ценопопуляций, включающих 3 половые формы особей.

Все изученные в естественных условиях Горного Алтая ценопопуляции по уровню плоидности и половому типу растений разделены на 2 группы. К 1-й группе отнесены 10 степных, луговых, лесных и субальпийских луговых ценопопуляций, диплоидные особи которых образуют только обоеполые цветки. Во 2-ю группу включены 11 луговых, лесных и субальпийских луговых ценопопуляций, гексаплоидные особи которых образуют 3 типа цветков — мужские, женские и обоеполые. Следовательно, у *P. fruticosa* наблюдается четкая связь между уровнем плоидности и половой дифференциацией: все ценопопуляции диплоидных растений состоят только из обоеполых особей, в состав ценопопуляций гексаплоидных растений входят особи 3 половых форм. Таким образом, 1-я группа объединяет диплоидные моноэцичные растения, 2-я—гексаплоидные триэцичные.

Ценопопуляции диплоидных и гексаплоидных растений изучали на высотах от 600 до 2200 м над ур. м. в разных растительных сообществах. Мы установили, что количество ценопопуляций гексаплоидных растений возрастает при увеличении высоты местообитания над ур. м. и при переходе от степных к субальпийским луговым сообществам ($F = 6.68$; $F_{01} = 6.11$ при $P < 0.01$). Так, все ценопопуляции, изученные в степных сообществах, представлены диплоидными растениями с обоеполыми цветками, а среди ценопопуляций субальпийских луговых сообществ 80 % ценопопуляций представлены гексаплоидными растениями и только 20 % ценопопуляций — диплоидными растениями. Таким образом, в высотном градиенте увеличивается уровень плоидности и соответственно усиливается половая дифференциация у *P. fruticosa* (см. таблицу).

В различных ценопопуляциях гексаплоидных растений преобладают женские или обоеполые особи. В 7 из 11 ценопопуляций преобладали обоеполые растения, частота которых, однако, сильно варьировала от 64 до 91 % (см. таблицу). В 3 ценопопуляциях преобладали женские особи, частота которых колебалась от 45 до 68 %. Только одна ценопопуляция не имела обоеполых особей и состояла из мужских (52 %) и женских (48 %) растений. Таким образом, у *P. fruticosa* наблюдаются ценопопуляции триэцичных растений, в которых преобладают женские или обоеполые особи, диэцичных — с почти равной частотой мужских и женских особей и моноэцичных, состоящих из обоеполых особей.

Для нормального существования и возобновления ценопопуляции важное значение имеет соотношение числа особей, образующих пыльцу, к числу особей, производящих яйцеклетки. В случае двудомных растений это соотношение численно равно отношению мужских и женских особей. Однако при наличии других вариантов сексуализации у растений ситуация меняется. Так, в случае триэцичных растений пыльцу производят как мужские, так и обоеполые особи, а яйцеклетки — женские и обоеполые особи. Поэтому соотношение особей-носителей мужских и женских гамет при данном варианте сексуализации надо рассматривать как отношение суммы мужских и обоеполых особей к сумме женских и обоеполых особей. У *P. fruticosa* (см. таблицу) соотношение числа носителей мужских и женских гамет практически во всех ценопопуляциях колеблется около соотношения 1 : 1 и варьирует от 1 : 0.91 до 1 : 1.31. Оценка степени отклонения фактических численностей особей-носителей мужских и женских гамет от теоретически ожидаемого соотношения 1 : 1 показала,

Характеристика половой структуры ценопопуляций (ЦП) *Pentaphylloides fruticosa*

№ ЦП, число хромосом, год исследования	Число исследованных особей	Соотношение половых форм, %			Отношение носителей мужских и женских гамет	χ^2
		мужские	обоеполые	женские		
Степные сообщества						
1. 2n = 14, 1997	159	0	100	0	1 : 1	0
2. 2n = 14, 1997	214	0	100	0	1 : 1	0
3. 2n = 14, 1997	132	0	100	0	1 : 1	0
Луговые сообщества						
4. 2n = 14, 1998	129	0	100	0	1 : 1	0
5. 2n = 14, 1998	175	0	100	0	1 : 1	0
6. 2n = 42, 1999	139	5	85	10	1 : 1.06	0.131
7. 2n = 42, 1999	123	5	89.5	5.5	1 : 1.01	0.004
8. 2n = 42, 1999	97	7.5	91	1.5	1 : 0.93	0.217
9. 2n = 42, 1999	290	20	69	11	1 : 0.91	1.077
10. 2n = 14, 1997	159	0	100	0	1 : 1	0
11. 2n = 42, 1999	116	46	5	49	1 : 1.07	0.131
Лесные сообщества						
12. 2n = 14, 1999	126	0	100	0	1 : 1	0
13. 2n = 42, 1995	169	32	0	68	1 : 2.13	14.890
1999	244	33	5	62	1 : 1.76	8.671
14. 2n = 42, 1995	125	10	78	12	1 : 1.02	0.018
1998	321	9	84	7	1 : 1.02	0.061
15. 2n = 14, 1998	246	0	100	0	1 : 1	0
Субальпийские луговые сообщества						
16. 2n = 42, 1995	107	28	27	45	1 : 1.31	2.382
1998	195	35	20	45	1 : 1.22	1.893
17. 2n = 42, 1998	136	17	64	19	1 : 1.03	0.017
18. 2n = 14, 1997	154	0	100	0	1 : 1	0
19. 2n = 42, 1999	157	12.5	81.5	6	1 : 0.93	0.425
20. 2n = 42, 1999	176	52	—	48	1 : 0.93	0.205
Интразональная растительность						
21. 2n = 14, 1997	186	0	100	0	1 : 1	0

что практически во всех ценопопуляциях это соотношение достоверно не отличается от теоретического 1 : 1 при $P > 0.01$ ($\chi^2 = 0.004$—2.382; $\chi^2_{01} = 6.635$). Исключение составляет только ценопопуляция № 13, в которой это соотношение достоверно отличалось от теоретически ожидаемого 1 : 1 при $P < 0.01$ и составило 1 : 2.13 и 1 : 1.76 (χ^2 от 8.671 до 14.890; $\chi^2_{01} = 6.635$). Преобладание в ценопопуляции № 13 особей-носителей женских гамет и ее отличия от других ценопопуляций, вероятно, можно объяснить тем, что она основана потомками женских особей, а не обоеполых.

Ценопопуляции гексаплоидных триэцичных растений изучались в различных эколого-фитоценотических условиях Горного Алтая. Анализ соотношения особей-носителей мужских и женских гамет в разных ценопопуляциях показывает, что условия местообитания не влияют на это соотношение, которое всегда остается приблизительно равным 1 : 1.

В 3 ценопопуляциях (№ 13, 14, 16) исследования половой структуры проводились дважды с интервалом в 2 года. Это позволяет судить о том, происходит ли изменение в половой структуре со временем. Соотношение особей носителей мужских и

женских гамет в популяциях не изменилось ($\chi^2 < 0.093$ при $P > 0.01$), т. е. половая структура ценопопуляций *P. fruticosa* достаточно стабильна (см. таблицу).

Анализ литературных источников и собственных наблюдений показывает, что для *P. fruticosa* характерны 3 типа ценопопуляций: диплоидных моноэцичных (только обоеполые особи), тетраплоидных диэцичных (мужские и женские особи) и гексаплоидных триэцичных (мужские, женские и обоеполые особи) растений. Связь половой дифференциации и уровня плоидности обнаружена также у *Fragaria*, *Mercurialis* и др. (Staudt, 1967; Durand, Durand, 1992). Переход от диплоидного к гексаплоидному уровню сопровождался у *P. fruticosa* усилением половой дифференциации, что носит явно адаптивный характер. Увеличение доли полиплоидных форм у многих видов покрытосеменных растений в суровых северных и высокогорных условиях исследователи связывают с более широкой нормой реакции полиплоидов в сравнении с диплоидами (Синская, 1948; Соколовская, 1982; Hadač, 1989). Это позволяет полиплоидам занимать новые местообитания, в которых существование диплоидов затруднено. У *P. fruticosa* это выражается в существовании ценопопуляций тетраплоидных диэцичных растений на границе ареала (Северная Европа и острова Балтийского моря) и гексаплоидных триэцичных растений в условиях высокогорий (Горный Алтай). Многие авторы (Деев, Сидорский, 1976; Шереметьев, 1983, и др.) отмечают увеличение доли раздельнополых форм в засушливых и засоленных степях и полупустынях, а также в высокогорных условиях. Данные исследователи объясняют это экологической неоднородностью популяций растений с половой дифференциацией. Наличие разных половых форм позволяет таким видам растений дифференцированно осваивать новые места, а представителям разного пола занимать разные экологические ниши. В результате уменьшается внутривидовая конкуренция, повышается общая конкурентоспособность вида и возможно расселение в места с более жесткими условиями, где существование гермафродитных растений может быть затруднено.

Наличие у *P. fruticosa* ценопопуляций гексаплоидных триэцичных растений в условиях высокогорий является свидетельством их экологического преимущества. Обоеполые особи, входящие в состав этих ценопопуляций, повышают ее адаптивный потенциал и увеличивают возможность выживания популяции при меняющихся условиях окружающей среды. Дело в том, что только обоеполые особи способны вернуться к автофилии при неблагоприятных условиях для успешного опыления женских особей мужскими и обоеполыми. Хотя автофилия и является в известной степени «суррогатом» аллофилии, тем не менее она гарантирует опыление. Это дает возможность обоеполым растениям сохраняться и распространяться в новые для вида условия произрастания. С этой точки зрения популяция, в состав которой входят женские, мужские и обоеполые растения, является наиболее гибкой и может под действием естественного отбора изменять механизм размножения, способствующий ее сохранению.

Литературные сведения о влиянии экологических и фитоценотических условий на половую структуру ценопопуляций немногочисленны и противоречивы (Шереметьев, 1983; Антонова, 1988; Демьянова, 1990; Старшова, Баранникова, 1998, и др.). Различия в соотношении особей разных половых форм в различных ценопопуляциях *P. fruticosa* можно объяснить следствием изоляции, определяющей специфичность семенного потомства, а также характером влияния экологической и фитоценотической обстановки. В то же время соотношение особей-носителей мужских и женских гамет, близкое 1 : 1, свидетельствует о наличии условий, благоприятных для осуществления полового процесса и семенного размножения.

Заключение

По уровню плоидности и половому типу растений все изученные ценопопуляции *P. fruticosa* в условиях Горного Алтая можно разделить на 2 группы: моноэцичные диплоидные и триэцичные гексаплоидные. Ценопопуляции гексаплоидных триэцич-

ных растений *P. fruticosa* состоят из особей 3 половых форм — мужских, женских и обоеполых. Количество ценопопуляций гексаплоидных растений возрастает при увеличении высоты местообитания над ур. м. и при переходе от степных к субальпийским луговым сообществам. В ценопопуляциях гексаплоидных триэцичных растений *P. fruticosa* преобладают женские или обоеполые особи или отсутствует одна из половых форм особей. Соотношение особей-носителей мужских и женских гамет в ценопопуляциях *P. fruticosa* близко к теоретически ожидаемому 1 : 1, что дает возможность для осуществления полового процесса и семенного размножения.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной целевой научно-технической программы «Биологическое разнообразие» и Федеральной целевой программы «Интеграция» (1997—2000 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова В. И. Онтогенез и структура популяций вороники черной (*Empetrum nigrum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.

Волкович В. Б. Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1278—1286.

Волкович В. Б. Возможные биологические механизмы формирования соотношения полов у двудомных растений // Вопросы ботаники. Нальчик, 1980. С. 103—119.

Деев С. В., Сидорский А. Г. Раздельнополые формы покрытосеменных растений во флоре европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 534—538.

Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.

Комаревцева Е. К., Годин В. Н. Онтогенез пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. С. 30—38.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 200 с.

Паушев З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 304 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948. 524 с.

Соколовская А. П. Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР. Л., 1982. Т. 75. Вып. 3. 128 с.

Старшова Н. П., Баранникова Н. Н. Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) как составная часть системы семенного размножения // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 79—90.

Триль В. М., Волохонская Т. А., Красников А. А. Изменчивость кариологических и биохимических признаков у некоторых лапчаткоцветных в связи с экологией // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: Тез. докл. 4-го Всесоюзн. совещ. М., 1990. С. 93—95.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 561—571.

Durand R., Durand B. Dioécie, monoécie, polyploïdie et spéciation chez les *Mercurialis annuelles* // Bull. Soc. bot. Fr. Lettres bot. 1992. T. 139. N 4—5. P. 377—390.

Elkington T. T., Woodell S. R. J. Biological flora of the British Isles. *Potentilla fruticosa* L. // J. Ecology. 1963. Vol. 51. N 4. P. 769—781.

Hadač E. Ecological significance of polyploidy in high mountain plants and plant communities // Folia geobot. et phytotaxon. 1989. T. 24. N 1. P. 51—56.

Richards A. J. Notes on the sex and age of *Potentilla fruticosa* in upper Teesdale // Transactions Natur. Hist. Soc. Northumbra. 1975. Vol. 42. N 3. P. 84—97.

Staudt G. Die Genetic und Evolution der Heterözie in der Gattung *Fragaria*. 1. Untersuchungen *Fragaria orientalis* // Z. Pflanzenzücht. 1967. Bd 58. H. 3. S. 245—277.

Tornblom G. Some notes respecting *Potentilla fruticosa* // Svensk Botanisk Tidskrift. 1911. Vol. 5. P. 91—132.

SUMMARY

The results of a study of the sexual differentiation of 21 coenopopulation of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz occurring in different ecological-phytocoenotic conditions in the Mountain Altai are presented. The main types of the plants are revealed: diploid monoecious (2n = 14) and hexaploid polygamous (2n = 42). The share of coenopopulations of the hexaploid polygamous plants increases with rising the altitude and passing from steppe to subalpine meadow communities. In coenopopulations of the polygamous plants, hermaphrodite (64 to 91 %) or female (45 to 68 %) individuals predominate. The ratio of individuals carrying male and female gametes in different coenopopulations of *P. fruticosa* is close to theoretically expected (1 : 1) and does not depend on ecological-phytocoenotic conditions.

УДК 630.161.32 : 582.47(571.53) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Л. Д. Копытова

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *PINUS SYLVESTRIS*, *PICEA OBOVATA* И *LARIX SIBIRICA*

G. G. SUVOROVA, A. S. SHCHERBATYUK, L. S. YAN'KOVA, L. D. KOPYTOVA. PHOTOSYNTHETIC PRODUCTIVITY OF *PINUS SYLVESTRIS*, *PICEA OBOVATA* AND *LARIX SIBIRICA*

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, а/я 1243
Факс (3952) 510754
E-mail: suvorova@sifibr.irk.ru
Поступила 22.05.2001

Рассматривается изменение фотосинтетической продуктивности (ФП) у *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* в течение ряда лет и в отдельные периоды вегетационного сезона: ранневесенний, весенне-летний, летний и осенний. Установлено, что у разных видов высокие значения ФП связаны с определенными погодными условиями вегетационного периода. Суммарная величина CO_2, ассимилированного весной и осенью, превышала летнее значение. У лиственницы более половины углерода усваивалось в процессе фотосинтеза в летний период.

Ключевые слова: продуктивность фотосинтеза, межсезонные и внутрисезонные изменения, хвойные.

В эколого-физиологических исследованиях существует немного работ, в которых фотосинтез рассматривается с позиций существования видов в сообществе. Имеются лишь отдельные сведения о соотношении скорости фотосинтеза и конкурентоспособности деревьев в лесном пологе (Kuppers, 1984), закономерном изменении скорости фотосинтеза при насыщающем свете и светового компенсационного пункта у древесных разных этапов серийной сукцессии (так называемые ранне-, позднесукцессионных и промежуточных видов) (Bazzaz, 1979; Koike, 1988), оценке фотосинтеза как одного из механизмов регуляции численности всходов ели под пологом лесного насаждения в условиях конкуренции с травянистыми растениями (Старостина, 1988). Пока лишь на травянистых растениях доказана связь между величиной потенциального фотосинтеза и фитоценотическим статусом вида (Слемнев, 1990, 1996).

Наша работа посвящена исследованию межсезонных и внутрисезонных изменений фотосинтетической продуктивности как фитоценотического механизма, обеспечивающего стабильное существование 3 видов хвойных деревьев в условиях смешанных сообществ.

Материал и методы

В течение вегетационных сезонов 1995—1999 гг. изучали особенности фотосинтетической продуктивности у *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и *Larix sibirica* Ledeb. Показания видимого фотосинтеза регистрировали ИК-газоанализатором «Ин-

фралит-4» с момента проявления первых признаков ассимиляционной активности ранней весной и до ее полного прекращения поздней осенью. Эксперименты проводили в течение трех-четырех дней еженедельно на интактных ветвях 17-летних деревьев лесного питомника Лаборатории биоиндикации экосистем СО РАН. Цилиндрические полиэтиленовые ассимиляционные камеры устанавливали с южной стороны в верхней трети крон. Одновременно в эксперименте использовали 9 деревьев (по 3 дерева каждого вида). Параллельно вели наблюдение за изменением факторов среды. Температуру в одной ассимиляционной камере, а также температуру наружного воздуха и почвы на разной глубине регистрировали термодатчиками, облученность — пиранометрами Янишевского, запасы доступной почвенной влаги послойно через 10 см до глубины 100 см определяли термостатно-весовым методом с применением соответствующих расчетов (Николаев, 1948; Федоровский, 1975). Изменения температурного режима и запасов доступной влаги в почве на протяжении сезона вегетации представлены в виде хроноизоплет. Дневную фотосинтетическую продуктивность рассчитывали как площадь, заключенную между кривой часовых значений интенсивности процесса и осью времени. Аналогично рассчитывали сезонную продуктивность фотосинтеза.

Результаты и обсуждение

Межсезонные изменения фотосинтетической продуктивности

Межсезонные изменения фотосинтетической продуктивности были прослежены нами при анализе величин годичной фотосинтетической продуктивности и климатической обстановки вегетационных сезонов.

Летний период 1995 г. характеризовался высокими температурами воздуха, нередко достигавшими 30 °C, и понижением продуктивной почвенной влаги верхнего полуметрового слоя в июле и августе до 30—35 мм. В отдельные дни относительная влажность воздуха приближалась к пороговой — 32—34 %. Это послужило основанием для характеристики вегетационного сезона как жаркого и засушливого. В целом вегетационный сезон был благоприятным лишь для фотосинтеза сосны (табл. 1).

Выпавшее большое количество осадков в середине июня 1996 г. задержало прогревание почвы. В дальнейшем часто повторяющиеся в течение лета дожди сопровождались понижением температуры воздуха, вследствие чего температура почвенного слоя была ниже ожидаемой. Вегетационный сезон был охарактеризован нами как прохладный, влажный. Равномерно оптимальное почвенное увлажнение и невысокая температура воздуха в течение сезона были наиболее благоприятными для фотосинтеза ели.

Вегетационный сезон 1997 г. был по погодным условиям очень теплым и мягким. Отсутствие заморозков и активное прогревание воздуха и почвы в апреле и начале мая явились предпосылкой для аномально раннего начала фотосинтеза вечнозеленых хвойных. Середина вегетационного сезона характеризовалась небывало мощным прогреванием всего почвенного горизонта. Влажность воздуха на протяжении всего сезона вегетации была оптимальной. Вегетационный сезон охарактеризован как теплый, умеренно влажный. Условия его были наиболее благоприятными для фотосинтеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской.

ТАБЛИЦА 1

Фотосинтетическая продуктивность хвойных в различные по погодным условиям вегетационные сезоны

Год	Характеристика вегетационного сезона	Фотосинтетическая продуктивность за сезон, моль $CO_2 \cdot м^{-2}$		
		сосна	ель	лиственница
1995	Жаркий, сухой	9.2	3.1	3.1
1996	Прохладный, влажный	8.7	6.8	4.9
1997	Теплый, умеренно влажный	13.9	6.8	6.2
1998	Теплый, влажный	7.6	6.3	5.5
1999	Жаркий, сухой	5.3	2.8	2.5

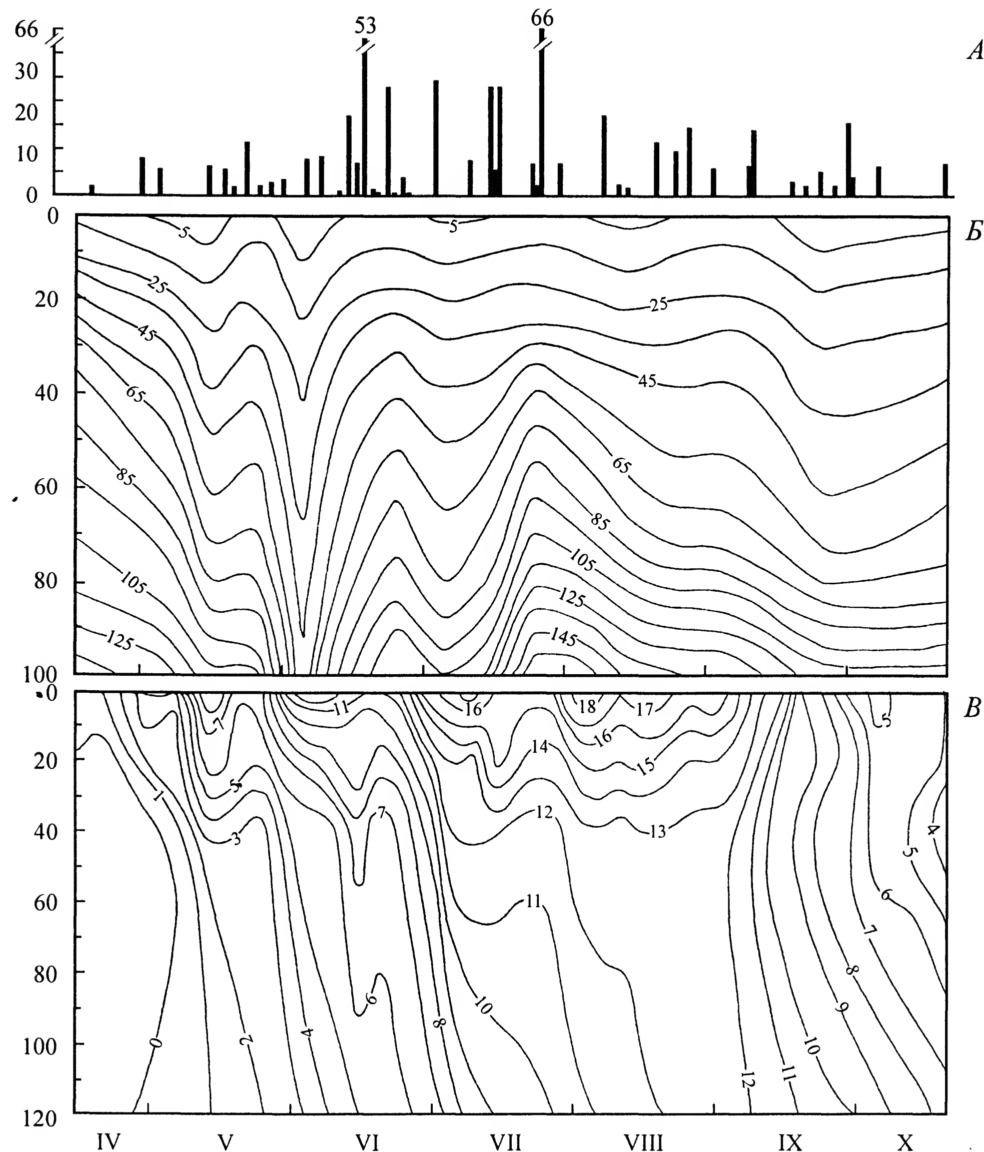


Рис. 1. Сезонные изменения факторов среды в 1998 г.

А — осадки, мм; Б, В — запасы продуктивной влаги (мм) и температура почвы (°С) на разной глубине. По оси ординат — глубина почвы, см; по оси абсцисс — месяцы. Цифры на кривых линиях — температура.

Частые летние ливневые дожди 1998 г., не сопровождавшиеся выхолаживанием воздушных масс, и достаточно продолжительный период с необычайно теплыми (не ниже 20 °С) влажными ночами явились основанием для характеристики вегетационного сезона как теплого, влажного (рис. 1). По погодным условиям этот вегетационный сезон был наиболее благоприятным для фотосинтеза лиственницы и ели (рис. 2).

Продолжительный период высоких температур с атмосферной засухой и дефицитом почвенного увлажнения и не отмечавшаяся ранее осенняя депрессия фотосинтеза вечнозеленых хвойных позволяют охарактеризовать 1999 г. как жаркий, сухой (рис. 3). За исключением весенне-летнего периода, этот вегетационный сезон был крайне неблагоприятным для фотосинтеза ели и лиственницы (рис. 4).

На основании проведенного анализа было выявлено существенное изменение величины сезонной фотосинтетической продуктивности у изучаемых хвойных в различные по погодным условиям вегетационные сезоны. Максимально высокая

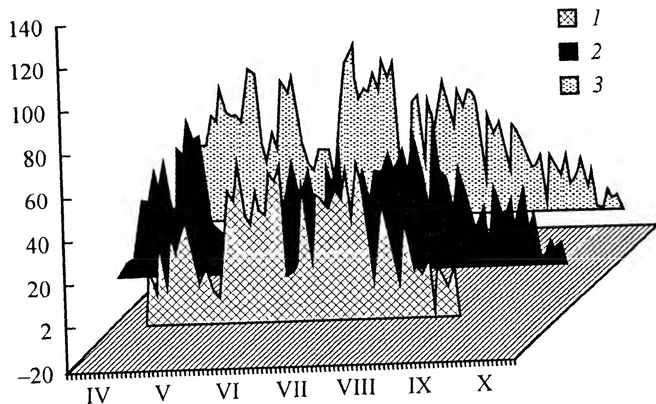


Рис. 2. Сезонный ход фотосинтетической продуктивности у хвойных в 1998 г.

1 — лиственница, *2* — ель, *3* — сосна. По оси ординат — продуктивность фотосинтеза, ммоль CO_2 $м^{-2}$ $день^{-1}$; по оси абсцисс — месяцы.

продуктивность фотосинтеза наблюдалась у сосны в условиях жаркого, сухого вегетационного сезона, у ели — прохладного, влажного, у лиственницы — теплого, умеренно влажного. Таким образом, при чередовании контрастных погодных условий в следующие один за другим вегетационные сезоны получали преимущество для фотосинтеза и, следовательно, для усиленного роста и семеношения, последовательно один за другим разные виды хвойных.

Приуроченность наиболее высокой сезонной продуктивности фотосинтеза *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* к вегетационным сезонам с определенным типом погодных условий согласуется с экологической характеристикой этих видов как ксерофита, мезофита и мезоксерофита (Коропачинский, 1983).

Внутрисезонные изменения фотосинтетической продуктивности

В сезонной фотосинтетической деятельности было выделено 4 периода — ранневесенний, весенне-летний, летний и осенний, различающиеся зависимостью процесса от определенного сочетания факторов среды и вкладом в итоговую продуктивность фотосинтеза.

В ранневесенний период, как правило начинавшийся с момента появления первых признаков видимого (нетто-) фотосинтеза в конце первой декады апреля и продолжавшийся до 15 мая, преобладающими лимитирующими факторами были низкие температуры воздуха и почвы (рис. 1, 3). Тем не менее вечнозелеными хвойными усваивалось достаточно большое количество CO_2 — 20—30 % от суммарной сезонной фотосинтетической продуктивности (табл. 2). Благоприятным для начала фотосинтетической деятельности ели сибирской было сочетание невысокой температуры воздуха с обилием влаги в подстилке, для сосны обыкновенной — высокий уровень облученности и быстрое прогревание верхних слоев почвы. Наиболее отчетливо эта закономерность проявлялась в аномальные ранневесенние периоды.

В аномально ранний теплый период развития 1997 г. скорость фотосинтеза, а также дневная фотосинтетическая продуктивность у сосны достигали значений, более чем в 4 раза превышающих наблюдаемые нами ранее. Прогревание было настолько интенсивным, что температурные условия апреля были аналогичны условиям весенне-летнего периода, без заморозков. В то же время запасы продуктивной влаги в подстилке и верхнем почвенном слое (0—50 см) были значительны — 20 и более 100 мм. При этом изменение дневных показаний фотосинтетической продуктивности у сосны с высокой степенью достоверности было связано с изменением температуры почвы на глубине 25 см, в то время как у ели — с изменением увлажненности почвы

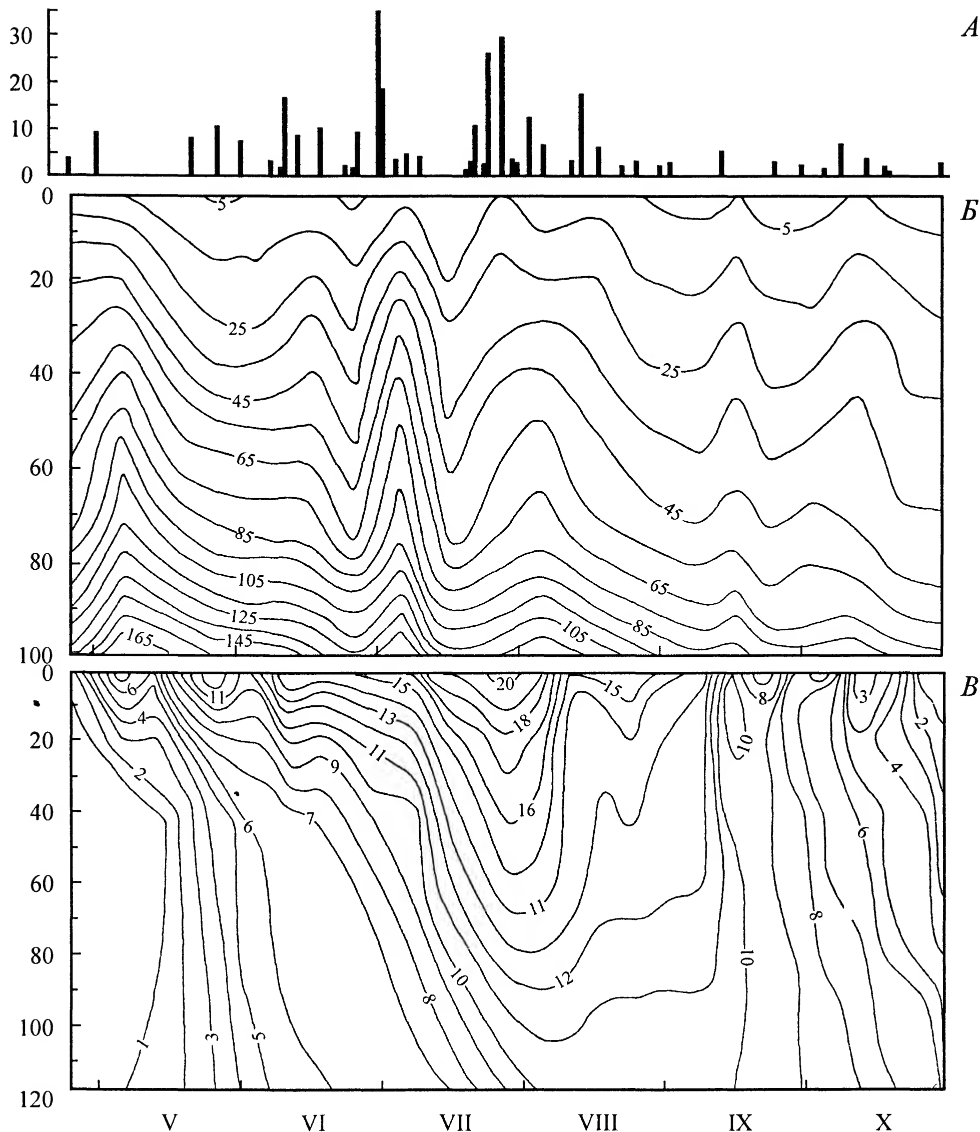


Рис. 3. Сезонные изменения факторов среды в 1999 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

(Суворова и др., 1999а). Количество усвоенного CO_2 за 1.5 мес у ели достигло, а у сосны превысило 30 % от сезонной величины (табл. 2). В последовавший затем период летней вегетации, сопровождавшийся понижением влажности почвы и высокой температурой воздуха, у сосны и ели не отмечалось отрицательных значений фотосинтетического газообмена.

Исходя из наших наблюдений, подобные природные аномалии в условиях Средней Сибири еще 10—15 лет назад были довольно редким явлением, они наблюдались примерно один-два раза за десятилетие, но значение их для понимания особенностей экофизиологии вечнозеленых хвойных чрезвычайно велико. Во-первых, выявляется высокий фотосинтетический потенциал сосны, который определяет ее свойства как быстрорастущей породы. Во-вторых, становится понятной приуроченность высокой фотосинтетической активности к началу вегетационного сезона как к периоду с

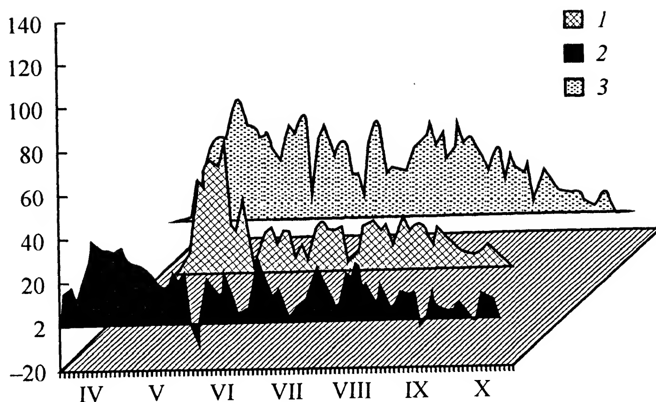


Рис. 4. Сезонный ход фотосинтетической продуктивности у хвойных в 1999 г.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

благоприятным сочетанием факторов среды и отсутствием конкурентов — листопадных и травянистых растений. Возможно также, что высокий ранневесенний фотосинтез обеспечивает не только потребность в ассимилятах на рост, но и адаптацию к последующим экстремально засушливым условиям.

Весенне-летний период начинался после 15 мая и продолжался до 13—20 июня, т. е. до начала лета по фенологическому календарю. В конце ранневесеннего и начале этого периода иногда отмечался возврат холодов с резким холодным ветром и выпадением осадков. Фотосинтез сосны и ели при этом мерцал, прекращаясь на несколько часов, а рост хвои брахибластов лиственницы и соответственно увеличение скорости ее фотосинтеза задерживались. Продолжительность холодного периода влияла на теплообеспеченность мая и июня.

Как правило, в этот период отмечалось нарастание отрицательного воздействия высоких температур на фотосинтез ели в результате стремительного снижения

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность фотосинтеза хвойных за периоды
(доля от сезонной продуктивности, %)

Порода	Периоды			
	апрель—15 мая	16 мая—15 июня	16 июня—31 августа	1 сентября—конец сезона
		1997 г.		
Сосна	38.5	25.2	26.2	10.1
Ель	27.2	18.5	35.2	19.1
Лиственница	—	31.4	54.1	14.5
		1998 г.		
Сосна	19.9	19.1	46.6	14.4
Ель	19.8	14.4	45.2	20.6
Лиственница	—	19.1	66.4	14.5
		1999 г.		
Сосна	19.8	21.7	45.2	13.3
Ель	28.6	21.4	39.2	10.8
Лиственница	—	38.0	54.0	8.0

влажности подстилки и верхнего корнеобитаемого слоя почвы. Стабильно возрастал фотосинтез сосны, начинался рост хвои брахибластов, и быстро увеличивался фотосинтез лиственницы. Небольшие ночные заморозки не оказывали существенного влияния на дневную фотосинтетическую продуктивность, но в утренние часы начало фотосинтеза сдвигалось на более позднее время. Фотосинтетическая продуктивность в этот период у сосны и ели была равна или несколько ниже продуктивности предыдущего периода. У лиственницы она достигала 20—40 % от сезонной величины.

Для летнего периода, продолжавшегося с 15 июня до 30 августа, характерен наиболее активный фотосинтез травянистых и листопадных видов растений. Вечнозелеными сосной и елью ассимилировалось менее 40—45 %, в то время как лиственницей сибирской — 50—70 % годичного углерода. Из-за задержки ранневесеннего и весенне-летнего прогревания начало периода могло задерживаться на 5—7 дней (лето 1999 г.).

Главным фактором, вызывавшим существенное понижение фотосинтетической продуктивности в летние месяцы, была засуха. Сокращение запасов почвенной влаги в верхнем слое до 30 мм, сопровождавшееся зачастую высокими температурами и низкой влажностью воздуха, приводило к понижению фотосинтетической продуктивности за месяц у сосны на 20, у лиственницы — на 40 %. Потери фотосинтетической продуктивности у ели в условиях засухи за июль 1995 г. достигли наибольших размеров — 65 % относительно оптимального периода 1996 г. (табл. 2). Определенный нами из экспериментальных данных пороговый запас продуктивной почвенной влаги в верхнем полуметровом слое был равен 30 мм. При этом, как было определено нами ранее (Суворова и др., 1999б), если влажность воздуха не понижалась менее 35 %, то преимущество в сохранении фотосинтетической продуктивности имела лиственница: снижение дневной фотосинтетической продуктивности у нее происходило лишь в 3.5, в то время как у сосны и ели в 7 и 13 раз. Данные, полученные нами в условиях лесостепного Предбайкалья, свидетельствуют, что при уменьшении запасов почвенной влаги в верхнем полуметровом слое ниже 30 мм и развитии атмосферной засухи (с понижением относительной влажности до 15—20 %) преимущество в сохранении стабильного уровня фотосинтетической продуктивности оставалось за сосной (Суворова, 1992).

Во влажный прохладный вегетационный сезон светолюбивая сосна уступала ели по относительным темпам поглощения CO_2 из-за преобладания умеренной и низкой облученности. Угнетение фотосинтетической активности лиственницы сибирской в таких условиях также было обусловлено низкой облученностью и, кроме того, низкой температурой воздуха и почвы (Суворова и др., 1999а). Наибольших значений фотосинтеза за летний период лиственница достигала при оптимальном почвенном и атмосферном увлажнении и высоких температурах воздуха.

Напротив, для фотосинтеза ели условия прохладного влажного вегетационного сезона были наиболее комфортными (рис. 2). Как было показано нами ранее для лесостепного Предбайкалья и подтверждено настоящими исследованиями в условиях подтаежной зоны, ель сибирская характеризуется самым низким температурным оптимумом и самым высоким оптимумом влажности воздуха (Суворова, 1992). Ранее также было показано, что облученность прохладных пасмурных дней для ели оптимальна, поскольку светового насыщения фотосинтетической активности ель достигает в области умеренных значений (Щербатюк и др., 1991). Вышеперечисленные свойства фотосинтетического аппарата способствуют проявлению наиболее высоких значений фотосинтетической продуктивности ели в условиях прохладного влажного лета.

Осенний период начинался с 1 сентября и продолжался до окончания процесса в конце октября—первой декаде ноября. У лиственницы в конце августа начинался и в сентябре заканчивался период затухающего фотосинтеза, что связано с последовательным разрушением пигментов и опадением желтой хвои. Если начало осенних заморозков задерживалось, то невысокая фотосинтетическая активность желтеющей хвои продолжалась достаточно долго — до третьей декады сентября и обеспечивала вклад в сезонную величину фотосинтеза около 10 %.

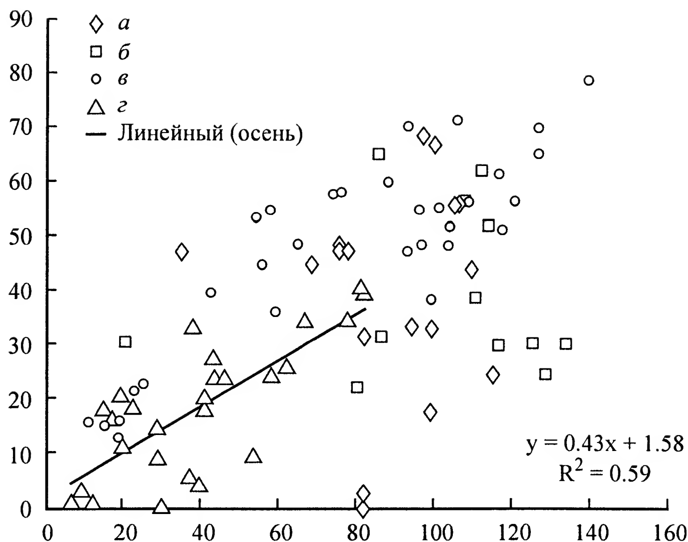


Рис. 5. Зависимость дневной продуктивности фотосинтеза сосны от суммарной за день облученности (1998 г.).

Прямой линией показана корреляционная зависимость для осеннего периода. Периоды: *а* — ранневесенний, *б* — весенне-летний, *в* — летний, *г* — осенний. По оси ординат — продуктивность фотосинтеза, ммоль CO_2 $м^{-2}$ $день^{-1}$; по оси абсцисс — облученность, ммоль $м^{-2}$ $день^{-1}$.

Сентябрьская погода, характеризующаяся сочетанием невысокой температуры и умеренной влажности, была чрезвычайно благоприятной для фотосинтеза вечнозеленых хвойных. Главным лимитирующим фактором для светолюбивой сосны становился низкий уровень облученности: и максимальные значения, и суммарная дневная солнечная радиация уменьшались примерно в 3 раза по сравнению с летними месяцами (рис. 5). Тем не менее условия ясных прохладных дней «золотой осени» были достаточно благоприятными для фотосинтеза сосны. Так, осенний период 1995 г., начавшийся с 1 сентября, продолжался очень долго — до 1 ноября и

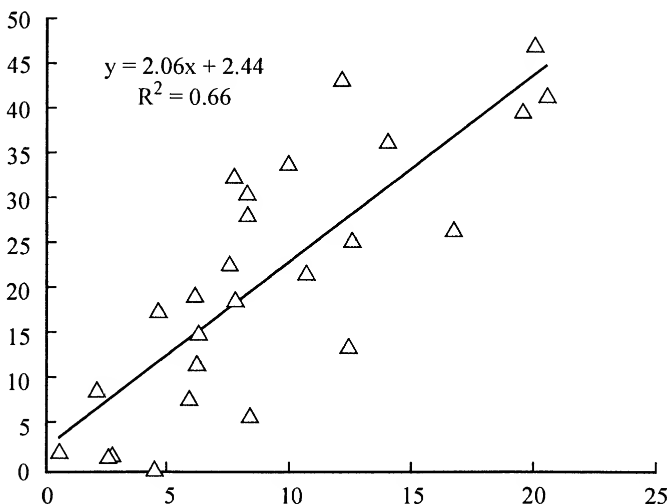


Рис. 6. Прямой линией показана зависимость дневной продуктивности фотосинтеза ели от среднедневной температуры воздуха в осенний период (1998 г.).

По оси ординат — продуктивность фотосинтеза, ммоль CO_2 $м^{-2}$ $день^{-1}$; по оси абсцисс — температура, °С.

обеспечил сосне достаточно ощутимый вклад в сезонную продуктивность фотосинтеза — 23 %.

В то же время для ели освещенность сентября оптимальна, поскольку, как отмечено выше, ее фотосинтез достигает светового насыщения при умеренной облученности. В отдельные годы суммарный фотосинтез сентября у нее был равен фотосинтезу летних месяцев (табл. 2) и превышал фотосинтетическую продуктивность сосны.

В условиях осенней почвенной засухи, даже при невысоких температурах воздуха, фотосинтез ели, как и сосны, снижался (рис. 4). Дальнейшее уменьшение дневной фотосинтетической продуктивности было обусловлено понижением температуры воздуха и охлаждением почвенного слоя (рис. 6). Суммарная величина затухающего фотосинтеза в октябре составляла 6 % у ели и 4 — у сосны.

Заключение

Рассмотренные особенности внутрисезонной динамики фотосинтетической продуктивности позволяют сделать вывод, что наименее благоприятными для углеродного питания хвойных являются условия летнего периода: растения плохо переносят высокую температуру, почвенную и атмосферную засуху. Но при этом каждый из видов обладает собственными адаптивными механизмами, обеспечивающими их выживание в неблагоприятных условиях. И напротив, умеренные температуры, оптимальное почвенное увлажнение весны и осени активно используются вечнозелеными хвойными для достижения высоких значений фотосинтетической активности.

Видовые особенности весенней и осенней фотосинтетической активности хвойных позволяют, на наш взгляд, объяснить следующие явления.

1. Сосуществование хвойных и листопадных видов на разных стадиях развития в смешанных сообществах. Особенности «нелетнего» фотосинтеза и его преобладающая доля в годичной фотосинтетической продуктивности у вечнозеленых хвойных способствуют поддержанию гетерогенности лесных фитоценозов, а следовательно, сохранению их устойчивости как целостных самовоспроизводящихся структур.

2. Существование в течение длительного времени подроста ели под пологом листопадных растений. Ель способна накапливать значительное количество ассимилятов в периоды осветления полога — ранней весной, в весенне-летний период до полного распускания листьев у деревьев верхнего яруса и осенью после листопада.

3. Быстрое возобновление сосны на гарях, пустошах, вдоль магистралей. Сосна использует высокий уровень облученности и быстрое прогревание почвы в ранневесенний период для достижения наивысших значений фотосинтетической активности.

4. Длительное существование на ограниченных территориях в нехарактерных условиях реликтовых растительных сообществ, сформировавшихся в периоды локальных потеплений в голоцене и плейстоцене. Это лиственничные тундровые редколесья с участием *Larix sibirica* на торфянистых почвах Юго-Западного Ямала (Александрова, 1971, 1978; Телятников, Пристяжнюк, 1996), ельники на карбонатных породах в долине р. Лены и ее притоков (Уткин, 1965; Щербаков, 1975; Тимофеев, 1980), сосновые сообщества озерных сплавин Курганской обл. и болотных рямов Барабинской лесостепи (Кац, 1971; Лисс, Березина, 1981; Стариков и др., 1989; Валуцкий, 1991). Сохранение этих сообществ до настоящего времени, на наш взгляд, стало возможным благодаря особенностям фотосинтеза хвойных. Несмотря на изменившиеся рельеф и климат, в этих районах сохраняются условия, обеспечивающие высокий уровень фотосинтеза в отдельные, вероятнее всего в ранневесенний и осенний, а для сообществ Заполярья — в весенне-летний и летний, периоды, и, следовательно, создаются пулы запасных питательных веществ, необходимых для адаптации и воспроизводства новых поколений.

При ежегодной смене погодных условий разные виды получают преимущество для высокого уровня фотосинтеза, что также способствует существованию многокомпонентных растительных сообществ.

Была выявлена избирательно высокая фотосинтетическая активность в благоприятные, характерные для каждого вида вегетационные сезоны и периоды в течение сезона. Вероятнее всего, эволюция современных видов хвойных была направлена одновременно на отбор форм, устойчивых к определенному спектру экологических условий и к сосуществованию разных видов хвойных и покрытосеменных растений в смешанных сообществах, т. е. на приобретение видоспецифичных как экологических, так и фитоценотических свойств. При этом, очевидно, отбор шел одновременно через совершенствование и структуры и особенности функционирования фотосинтетического аппарата. В результате такого направления эволюции могли быть выработаны формы, у которых фотосинтез имел видоспецифичные преимущества в определенном спектре экологических условий. В то же время виды, входящие в состав растительных сообществ, очевидно, подбирались по принципу дополнительности, иначе говоря таким образом, чтобы спектры использования ресурсов среды для фотосинтеза существенно не перекрывались. Именно поэтому растительные сообщества, где хвойные являются доминантами и эдификаторами, приурочены к комплексу соответствующих их экологии природных условий, а по составу могут быть смешанными, включающими большое количество покрытосеменных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3—21.

Александрова В. Д. Растительный покров тундровой зоны, его рациональное использование и охрана // Итоги науки и техники. Ботаника. 1978. Т. 2. С. 66—129.

Валуцкий В. И. Лесостепные рямы Восточной Барабы как объекты охраны природы. Новосибирск, 1991. 21 с. Деп. в ВИНИТИ 11.06.91, № 2448—В91.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 296 с.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 382 с.

Лисс О. Л., Березина Н. А. Болота Западно-Сибирской равнины. М., 1981. 206 с.

Николаев И. В. Почвы Иркутской области. Иркутск, 1948. 404 с.

Слемнев Н. Н. Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1990. 36 с.

Слемнев Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 2. С. 418—436.

Стариков В. П., Федотова К. П., Блинова Т. К. и др. Сберечь обязаны: редкие, исчезающие животные и растения, памятники природы и заказники Курганской области. Справочник: Природа и мы. Челябинск, 1989. 206 с.

Старостина К. Ф. Фотосинтез всходов *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике кислично-щитовниковом // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1146—1151.

Суворова Г. Г. Фотосинтез и рост хвойных лесостепного Предбайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1992. 19 с.

Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С. Экологическая специфичность изменений фотосинтетической продуктивности у хвойных. М., 1999а. 29 с. Деп. в ВИНИТИ 29.11.99, № 3858—В99.

Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С. Адаптивные черты фотосинтеза хвойных на примере лиственницы сибирской. М., 1999б. 25 с. Деп. в ВИНИТИ 28.12.99, № 3534—В99.

Телятников М. Ю., Пристяжнюк С. А. Цит. по: Зеленая книга Сибири: Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск, 1996. 396 с.

Тимофеев П. А. Леса Якутии. Якутск, 1980. 148 с.

Уткин А. И. Леса Центральной Якутии. М., 1965. 208 с.

Федоровский Д. В. Определение водных и физических свойств почвы при проведении полевых и вегетационных опытов // Агрохимические методы исследования почв. М., 1975. С. 296—330.

Щербаков И. П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск, 1975. 344 с.

Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск, 1991. 135 с.

Bazzaz F. A. The physiological ecology of plant succession // Ann. Review Ecol. Syst. 1979. N 10. P. 351—371.

Koike T. Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees // Plant species biology. 1988. N 3. P. 77—87.

Kuppers M. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. 1. Photosynthetic characteristics // Oecologia. 1984. N 64. P. 332—343.

SUMMARY

There was conducted an analysis of change in photosynthetic productivity of common pine, Siberian spruce and Siberian larch during several years and in individual periods of vegetation season: early spring, spring—summer, summer and autumn. Correlation was found between high values of photosynthetic productivity and seasons with a certain weather type. Total value of carbon dioxide assimilated by evergreen conifers during spring and autumn periods exceeded the amount assimilated during summer and amounted to 50—70 % of the annual value. More than a half of carbon dioxide assimilated by larch was accounted for by summer period. It was concluded that peculiarities of inter- and intra-seasonal dynamics of photosynthetic productivity allow to explain some phytocoenotic peculiarities of the coniferous species studied: their ability to co-exist with deciduous species in mixed communities, long-term period spent by juvenile spruce under wood-stand, etc.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.293

© Y. V. Kotlov

CATILLARIA GOLUBKOVAE (*CATILLARIACEAE*, *ASCOMYCOTA*), A NEW LICHEN SPECIES FROM THE CAPE OF GOOD HOPE

Ю. В. КОТЛОВ. *CATILLARIA GOLUBKOVAE* (*CATILLARIACEAE*, *ASCOMYCOTA*) — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКОВ С МЫСА ДОБРОЙ НАДЕЖДЫ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: +7 (812) 2344512
E-mail: yurikotlov@yandex.ru
Поступила 30.04.2002

Catillaria golubkovae sp. nov. is described. Characters distinguishing this species from closest taxa are examined.
Key words: *Catillaria golubkovae*, new species, *Catillariaceae*, South Africa.

During the examination of the collections of lichen family *Catillariaceae* Hafellner kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE) two interesting specimens collected by A. E. Eaton in South Africa in 1874 were discovered. Both these specimens growing on hard sandstones of the Cape of Good Hope appear to be the new species of genus *Catillaria* A. Massal.

Catillaria golubkovae Kotlov sp. nov.

Thallus tenuis, rimosus, ochraceus vel cinereus. Hypothallus nigra vitta thallus cingens. Apothecia dispersa, plana marginataque, mox globosa, nigra. Excipulum et epithecium fusco-olivascens. Hypothecium et hymenium hyalinum. Paraphyses simplicia vel bifurcate, capitato-incrassatae. Asci clavati, 8-spori. Sporae 1-septatae, (12–)13—14(–15) × × (4–)5—5.5(–6.5) μm, late ovoidea. Pycnidia numerosa, nigra. Conidia bacilliformia, c. 2—3(–3.5) × 0.5—0.8 μm.

Typus: [South Africa:] Cape of Good Hope, Jahle Mt., September 1874, A. E. Eaton (LE — holotypus).

Thallus thin, cracked-areolate; areoles 0.15—0.3 mm diam., angular, flat to concave, ochraceous to ash-grey, matt. Prothallus black, limiting. Photobiont chlorococcoid; cells 8—16 μm diam.

Apothecia 0.3—0.5(–0.7) mm diam., scattered, plane from the beginning, soon become distinctly globose and constricted at the base; disk black, dark brown when moistened, matt; true exciple persistent, black, thin, raised at first, then indistinct. Excipulum olivaceous-brown (K–, N–). Hypothecium colourless. Epithecium olivaceous-brown (K–, N–). Hymenium c. 45—55 μm tall, colourless. Paraphyses 1.5—2 μm wide, simple, sometimes forked or sprouted; apices swollen up to 5 μm wide, with inner brown cap. Asci clavate, 40—50 × 15—20 μm, *Catillaria*-type, 8-spored. Ascospores colourless, 1-septate, (12–)13—14(–15) × (4–)5—5.5(–6.5) μm, broadly ovoid, constricted at septum, one cell broader and shorter than another; sometimes cell wall of mature ascospores tinges by the olivaceous-brown pigment.

The main diagnostic characters distinguishing *Catillaria golubkovae* from the closest taxa

	C. golubkovae	*C. atomarioides*	*C. chalybeia*
Thallus	cracked-areolate	verrucose-areolate	verrucose-areolate
Apothecia	plane to globose, constricted below	concave to plane, adnate	plane to concave, adnate
diameter (mm)	0.3—0.5(-0.7)	0.1—0.2	0.2—0.5(-1)
Excipulum	olivaceous-brown	blackish green	blackish green (var. *chalybeia*) or dark brown (var. *chloropoliza*)
Hypothecium	colourless	colourless	dark brown
Hymenium	colourless	colourless	emerald (var. *chalybeia*) or colourless (var. *chloropoliza)*
Ascospores	broadly ovoid, with asymmetric cells	oblong-ovoid to oblong-ellipsoid	oblong-ovoid to oblong-ellipsoid
length (μm)	(12-)13—14(-15)	8.5—13.5	(7.5-)9—12(-15)
width (μm)	(4-)5—5.5(-6.5)	3—4	2.5—4
Pycnidial wall	olivaceous-brown	dark green	dark green

Pycnidia numerous, 70—100 μm diam., black, the wall olivaceous-brown (K–, N–). Conidia simple, bacilliform, c. 2—3(–3.5) × 0.5—0.8 μm. No lichen substances detected by TLC.

Habitat: On hard sandstone.

Distribution: Species is known from type locality only.

Because of distinct *Catillaria*-type asci and paraphyses *C. golubkovae* has to be placed among *Catillaria* s. str. *C. chalybeia* (Borrer) A. Massal. and *C. atomarioides* (Müll. Arg.) H. Kilias looks to be most close to the new species. All of them grow on siliceous rocks in similar environments and belong to *Catillaria-chalybeia*-group (Kilias, 1981). *C. golubkovae* clearly distinguishes from the closest taxa in cracked-areolate thallus, rather globose, narrowing below apothecia, broadly ovoid ascospores with asymmetrical cells and olivaceous-brown pigment in excipulum and pycnidial wall.

Paratypes: [South Africa:] Cape of Good Hope, Jahle Mt., September 1874, *A. E. Eaton* (LE). This specimen has not been selected as isotype because its belonging to type collection is very ambiguous. It grows on another kind of sandstone (more coarse and rusty colored) and differs from holotype in poor developed, evanescent thallus.

Etymology: This species is named in honour of Prof. Nina S. Golubkova on the occassion of her anniversary and for her outstanding contribution to lichenology.

REFERENCES

Kilias R. Revision gesteinsbewohnender Sippen der Flechtengattung *Catillaria* Massal. in Europa // Herzogia. 1981. Vol. 5. N 3+4. P. 209—448.

РЕЗЮМЕ

Описан новый вид лишайников *Catillaria golubkovae*. Рассмотрены признаки, отличающие его от близких видов.

УДК 582.734.4(470)

© Н. В. Миронова

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) ИЗ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. MIRONOVA. CRITICAL NOTES OF SOME SPECIES OF THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) FROM ROSTOV REGION

Ботанический сад Ростовского государственного университета
344041 Ростов-на-Дону, ул. Лесопарковая, 30 «а»
Факс (8632) 67-52-64
E-mail: botsad@rnd.runnet.ru
Поступила 24.05.2000

Выявлена модификационная изменчивость *R. kalmiussica*, зависящая как от условий среды, так и от особенностей индивидуального развития растений. Даны уточнения и дополнения к ранее существующему диагнозу, приведенному В. Г. Хржановским. Отмечено, что некоторые виды из секц. *Caninae* имеют нестабильное положение чашелистиков относительно гипантия (приподняты, горизонтально распростерты, направлены вверх или вниз). Делается вывод о необходимости разработки ключей для определения шиповников, основываясь на более постоянных признаках, чем положение чашелистиков.

Описан новый вид *Rosa rammiorum* подсекц. *Caninae*, секц. *Caninae* из Ростовской обл. Делается вывод о видовой самостоятельности *R. maeotica*, *R. rammiorum*, *R. kalmiussica*, родственно близких к *R. canina* и *R. corymbifera*, но занимающих другую экологическую нишу.
Ключевые слова: *Rosa*, таксономический обзор, новый вид, Ростовская обл.

Аридные условия Ростовской обл. с ее высокими летними температурами и сухостью воздуха сформировали особый ксероморфный состав шиповников и способствовали их широкому распространению. К одному из таких засухоустойчивых видов, почти повсеместно распространенных в области, относится *Rosa kalmiussica* Chrshan. et Laseb. Этот шиповник растет по долинам рек, днищам балок, меловым склонам и осыпям, однако практически не встречается на сильно задернованных склонах, что, скорее всего, связано с гибелью проростков в условиях сильного затенения. Многолетние наблюдения в природе за *R. kalmiussica*, а также многочисленные гербарные сборы выявили высокую модификационную изменчивость этого вида, вызванную как условиями среды, так и индивидуальными особенностями экотипов.

В благоприятных условиях эти растения достигают 2—2.5 м выс. У них наблюдаются слабоизогнутые ветви, листочки от узкоэллиптической до широкоэллиптической и овальной формы, плоды как одиночные, так и собранные в щитки по 2—5 (изредка их количество достигает 10).

В засушливых местах, где этот вид встречается чаще, высота кустов, как правило, не превышает 1—1.2 м. Ветви прямые, плоды одиночные, редко по 2—4, листочки узкоэллиптические до эллиптических, мелкие. Кусты раскидистые благодаря веерообразному расположению ветвей.

К индивидуальным особенностям этого вида относится форма прилистников. Обычно они широкие, но изредка встречаются узкие. Прицветники наблюдаются в количестве 1—2 и больше, но иногда отсутствуют.

Головка рылец как плоская, едва выдающаяся из зева, сидячая, так и на ножке, слабо опушенная, небольшая. Плоды обычно крупные, редко мелкие. Они могут быть как эллипсоидальной, так и грушевидной, яйцевидной, а иногда шаровидной формы. В то же время положение чашелистиков относительно плодов, по нашим наблюдениям, также не является постоянным признаком. У большинства экотипов они после цветения приподнимаются, не достигая горизонтального уровня. Однако у небольшого числа растений отмечаются чашелистики или прижатые к плодам, или, что встречается реже, горизонтально распростертые. При более детальном исследовании этого вида выяснилось, что у типичных его представителей (с приподнимающимися чашелистиками) на одном и том же растении и даже на одном и том же плоде

наблюдается различное положение чашелистиков: как от прижатых к плодам, так и горизонтально распростертых, а в отдельных случаях до поднятых вверх. Работа V. Větvička (1972) на большом статистическом материале показывает, что положение чашелистиков у некоторых видов в секц. *Caninae* Crep. — весьма непостоянный признак и его нельзя использовать при составлении ключей. Наша работа подтверждает данный вывод в отношении *R. kalmiussica*. Существуют и некоторые другие виды в этой секции, у которых также наблюдается неустойчивое положение чашелистиков.

R. kalmiussica была описана В. Г. Хржановским (1958), но, вероятно, из-за недостаточности материала при описании были допущены неточности и ряд упущений. Ниже мы дает дополнение и уточнение к уже существующему описанию.

Кустарник до 2.5 м выс. Ось листа с шипиками, реже без них; прилистники хорошо развиты, 15—17 (20) мм дл. и 6—7 (10) мм шир. Цветки одиночные или в соцветиях по 25, редко до 10, с небольшими прицветниками, обычно без листовидного расширения наверху, лепестки белые или бледно розовые; цветоножки как голые, так и опушенные, 6—15 (18) мм дл.; чашелистики после цветения прижаты к плодам или горизонтально распростерты, но обычно приподнимаются, не достигая горизонтального уровня. Диск широкий, 5—6 мм в диам.; зев узкий, около 1 мм в диам.; головка рылец небольшая, плоская или слабоконическая, почти голая или слабо опушенная. Гипантии элипсоидальные, яйцевидные, редко шаровидные.

Frutex usque ad 2—5 m alt. Rechis foliorum aculeolis hamutatis obsita raro aculeolis destituta; stipulae bene evolutae 15—17 (20) mm lg., 6—7 (10) mm lt. Flores modo solitarii, modo corymbosi 2—5, raro ad 10; bracteis minutis apice non dilatatis; petala alba vel pallide rosea; pedicelli 6—15 (18) mm lg., glabri vel pubescentes; sepala post anthesin vulgo subpatentia, nunquam horizontalia, interdum appressa. Discus planus vel subconoideus 5—6 mm in diam.; os ca 1 mm in diam.; capitula stigmatum parva, subconica vel plana, glabriuscula. Hypanthia ellipsoidea, rarius globosa vel ovoidea.

В. Г. Хржановский (1958) отмечает цилиндрический диск как одну из основных особенностей этого вида, однако этот признак вызван вирусным заболеванием и обычно диск плоский или же слабоконический.

Без сомнения, данный вид морфологически близок к *R. corymbifera* Borkh., однако он занимает другую экологическую нишу. Этот шиповник хорошо растет на сильнощелочных почвах, повсеместно встречается на меловых обнажениях по югу области, в то время как *R. corymbifera* на меловых почвах никогда не растет и в южных районах встречается лишь по руслам рек и днищам балок, где наблюдаются глубокий гумусный горизонт и достаточное увлажнение.

В Ростовской обл. также широко распространен на карбонатных почвах другой засухоустойчивый шиповник, близкий к *R. corymbifera*. Этот вид был определен в свое время О. Н. Дубовик как *R. mediata* Dubovik (подсекц. *Vestitae* Christ.), а И. О. Бузуновой как *R. corymbifera* Borkh. (подсекц. *Caninae* Christ). Такие разные определения вполне объяснимы, если учесть, что чашелистики этого вида у разных экотипов не имеют стабильного положения, так же как и у *R. kalmiussica*, и могут быть как отогнуты к плодам, так и подниматься до горизонтального уровня, а у отдельных плодов и выше. Однако подавляющее большинство исследованных экземпляров этого шиповника имеют приподнимающиеся чашелистики, которые обычно не достигают горизонтального положения. Этот вид описывается ниже как новый для науки. Он назван *R. rammiorum* в память о Ф. и Б. Рамм, основавших в начале XX в. под г. Ростовом-на-Дону питомник, на месте которого позднее был создан Ботанический сад Ростовского государственного университета (РГУ). Именно на территории бывшего питомника и был обнаружен впервые этот вид, использовавшийся в свое время как один из местных подвоев для культурных роз.

В процессе изучения *R. rammiorum* возник вопрос, не являются ли *R. kalmiussica*, *R. rammiorum*, *R. lapidosa* и *R. maeotica* разными формами одного и того же вида. Для выяснения этого вопроса данные шиповники наблюдали в природных условиях на протяжении 1996—1999 гг. Все они (кроме *R. lapidosa*) повсеместно распространены в области и играют весомую роль во флористическом составе роз. Это ксероморфные

шиповники с приподнимающимися после цветения чашелистиками и отличающиеся в основном разной степенью опушения листьев. *R. kalmiussica* имеет густо опушенные с обеих сторон листочки, у *R. rammiorum* листочки рассеянно опушены снизу по жилкам, у *R. lapidosa* опушена центральная жилка, *R. maeotica* имеет голые листочки и лишь по рахису наблюдаются единичные волоски.

Наши исследования выявили их избирательное отношение к почвам. *R. lapidosa* в Ростовской обл. встречается изредка, обычно на нейтральных почвах и обнажениях из сланца и песчаника. Остальные вышеназванные виды растут на карбонатных почвах и выходах коренных пород (мел, известняк). Наблюдения за ростом и развитием этих видов на меловых почвах, широко распространенных на нашей территории, позволили отметить следующее. Хуже всех здесь растет *R. maeotica*, образуя карликовые кустики высотой 30—50 см с почти горизонтально распростертыми ветвями, которые тем не менее плодоносят. На почвах с глубоким гумусным слоем этот вид достигает 1.5—2.0 м выс.

У *R. kalmiussica* на сухих меловых склонах и плакорных участках наблюдается замедленный рост, а плодоношение начинается с 40—80 см. Наибольшая высота кустов обычно 1—1.2 м, ветви прямые, веерообразно отходящие от центра, образуют раскидистые кусты с крупными одиночными плодами. На более увлажненных меловых участках (понижения, расщелины) кусты также начинают плодоносить с 50—80 см, но достигают высоты в 2.5 м и более, не столь широко раскидистые, со слегка изогнутыми ветвями. Наряду с одиночными плодами обыкновенно встречаются плоды в соцветиях по 2—5 и более.

R. rammiorum одинаково хорошо растет как на меловом субстрате, так и на других почвах, карликовых форм не образует, плодоносить начинает достигая 1 м и более. Этот вид не растет на густо задернованных участках степей и склонах и не встречается в затененных местах.

Все эти шиповники, приспособленные к аридным условиям существования, не должны, на наш взгляд, отождествляться с такими широко распространенными в Европе видами, как *R. canina* L. и *R. corymbifera* Borkh., которые в Ростовской обл. встречаются лишь в северных районах, а на юге растут только при наличии глубокого гумусного горизонта с достаточным увлажнением (обычно по днищам балок, по поймам рек). Эти виды растут далеко не во всех районах и никогда не встречаются на выходах карбонатных пород. Кроме того, *R. canina* и *R. corymbifera* после цветения имеют прижатые к плодам чашелистики, а у *R. kalmiussica*, *R. rammiorum*, *R. maeotica* и *R. lapidosa*, как правило, чашелистики приподняты, иногда почти до горизонтального положения. Однако *R. lapidosa* не имеет четко выраженных морфологических отличий от *R. corymbifera* и скорее всего представляет собой разновидность последнего вида. Таким образом, на основании вышесказанного, можно сделать вывод о видовой самостоятельности 3 первых видов, хорошо приспособленных к климатическим и эдафическим условиям области. Это шиповники, морфологически близки к *R. canina* и *R. corymbifera*, занимают с ними разные экологические ниши и являются замещающими видами.

Ниже приводим описание нового для науки вида *R. rammiorum*. Для сборов автора коллектор не указан.

Rosa rammiorum Mironova sp. nov. (sect. *Caninae* DC. subsect. *Caninae* Christ. ser. *Corymbiferae* Chrshan.). Frutex mediocris, 1.5—2.0 m alt., ramis modo rectis, modo subarcuatis; aculei 5—8 mm lg., falcati ad subrectos, basi elliptici. Folia 4—7 cm lg.; folia rachis pilis brevibus tecta, aculeolis hamulatis obsita, raro aculeolis destituta; stipulae 8—20 mm lg., 3—5 mm lt., auriculis ca 5 mm lg., utrinque glabrae levesque solum margine parcissime glandulosae, raro pilosiusculae; foliola 5—7, elliptica, 20—30 mm lg., 10—18 mm lt., apice acutata, basi rotundata vel late cuneata, margine simpliciter dentata, supra glabriuscula, subtus ad nervos puberula. Flores solitarii, raro bini-terni, ca 4—4.5 cm in diam.; petala intense rosea; pedicelli 7—17 mm lg., glabri; sepala 15—22 mm lg., externa appendicibus lateralibus bene evolutis supra breviter pilosa,

subtus glabra, margine pubescentia, post anthesin subpatentia, interdum deorsum inclinata vel patentia. Discus subconoideus 4—5 mm in diam.; os 1 mm in diam.; styli parce pubescentes, raro glabriusculi stigmatum capitulum columellatum. Hypanthia ellipsoidea, rarius globosa 10—20 mm lg., 12—18 mm lt., glabra, maturitate laete rubra. Fl. V—VI.

Typus: Ditio Rostoviensis, distr. Kujbyscheviensis, pag. Lysogorka, 1 km septentrionem versus ab eo, in declivo substepposo. 15 VI 1988, N. Mironova (LE).

Affinitas: A proxima *R. kalmiussica* Chrshan. et Laseb. et *R. mediata* Dubovik foliolis subtus per nervos parce pubescentibus (nec utrinque vel subtus dense pubescentibus); a *R. maeotica* Dubovik foliolis subtus per nervos parce pubescentibus (nec glabris).

Habitat in declivibus stepposis et lapidosis.

Кустарник средней величины 1.5—2.0 м выс., с ветвями то прямыми, то немного дуговидно изогнутыми. Шипы 5—8 мм дл., серповидно изогнутые до почти прямых с эллиптическим основанием. Листья 4—7 мм дл., ось листа опушена короткими волосками с крючковидными шипиками, реже без них; прилистники 8—20 мм дл. и 3—5 мм шир., с ушками до 5 мм дл., с обеих сторон голые и гладкие, только по краю с редкими железками и иногда волосками или слабо опушенные по ушкам; листочков 5—7, от эллиптических до широкоэллиптических, 20—30 мм дл. и 10—18 мм шир., с заостренной верхушкой и округлым или ширококлиновидным основанием, по краю просто-зубчатые, сверху голые или с редкими волосками, снизу с коротким опушением по жилкам. Цветки как одиночные, так и в соцветиях по 2—3, около 4—4.5 см в диам., лепестки ярко-розовые, реже розовые; цветоножки голые 7—17 мм дл.; чашелистики 15—22 мм дл., внешние с хорошо развитыми придатками, сверху коротковолосистые, снизу голые, по краю опушенные, после цветения приподнимаются, обычно не достигая горизонтального уровня, редко отогнуты к плодам, частично сохраняются до покраснения гипантиев. Диск слабоконусовидный 4—5 мм в диам., с зевом 1 мм в диам.; головка рылец небольшая на невысокой ножке, столбики слабо опушены, реже почти голые. Гипантии эллипсоидальные, реже шаровидные, 10—20 мм дл. и 12—18 мм в поперечнике, гладкие, при созревании ярко-красные. Цв. V—VI.

Тип. Ростовская обл., Куйбышевский р-н, с. Лысогорка, в 1 км к северу от него, остепненный склон балки. 15 VI 1988, Н. Миронова (LE).

Паратипы: Белокалитвенский р-н, Синегорский перекат, правый берег р. Северский Донец, 8 VII 1982, А. Сердюков; там же, окр. с. Погорелова, 9 VII 1982, А. Сердюков; Миллеровский р-н, окр. с. Миллерова, около пруда, 18 VII 1980; там же, 20 км к сев.-вост. от с. Миллерова, лесхоз, 18 VII 1980; Красносулинский р-н, окр. с. Большая Федоровка, 12 VI 1983, А. Сердюков; Усть-Донецкий р-н, окр. с. Пухляковский, 13 VIII 1983, он же; Аксайский р-н, окр. г. Аксай, балка Мухина, 16 VI 1979; там же, окр. с. Б. Лог, ракушечник, 18 X 1987; Куйбышевский р-н, 10 км вниз по течению от с. Куйбышево, плакорный участок, 28 VI 1988; там же, напротив с. Скелянского, ракушечник, 23 VI 1989; там же, окр. с. Заречное, 23 VII 1993; там же, окр. с. Петрополии, плакор, 28 VI 1988; Родионово-Несветайский р-н, окр. с. Чистополье, долина реки, 17 VI 1987; там же, 5 км вверх по течению от с. Большекрепенская, надпойменная терраса, мергель, 15 VI 1988; Мясниковский р-н, между г. Ростовым и с. Чалтырь, балка Сухой Чалтырь, 8 VII 1983; Матвеево-Курганский р-н, окр. с. Матвеев Курган, Воронова гора, ракушечник, 30 VI 1988.

Родство: от *R. kalmiussica* Chrshan. et Laseb. и *R. mediata* Dubovik отличается листочками, слабо опушенными по жилкам (а не густо опушенными с обеих сторон или снизу); от *R. maeotica* Dubovik — листочками, снизу слабо опушенными по жилкам (а не голыми). Обитает на степных и каменистых склонах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Větvička V. Diagnosticka a taxonomicka nodnota kališnick cipu u rody *Rosa* L. // Čas slezsk. muz. 1972. N 11. P. 119—128.

SUMMARY

The modification variability of *R. kalmiussica* dependant on both environmental conditions and individual particularities was revealed. The different position of sepals in the species was not only between different ecotypes but even on the same plant (they can be directed up, down or aside). When working out the keys for rose identification, it is necessary to search for more constant traits than the sepal position. The earlier description made by V. G. Chrshanovski was specified and supplemented.

A new species of the brier *R. rammiorum* from the subsection *Caninae*, section *Caninae* from Rostov Region is described. The ecological analysis of *R. maeotica*, *R. rammiorum*, *R. kalmiussica* was made and gave arguments for independence of these species. The species are morphologically close to *R. canina* and *R. corymbifera*, but take another ecological niche. They are mostly adapted to arid conditions and soil peculiarities of the southern Rostov Region.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26 : 581.4

© О. Г. Шевченко, Т. Ю. Орлова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ *MINIDISCUS COMICUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

O. G. SHEVCHENKO, T. Yu. ORLOVA. NEW DATA ON MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF *MINIDISCUS COMICUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Тел. (4232) 317107
E-mail: shevol@mail.primorye.ru
Поступила 25.10.2001

При изучении батометрических проб, собранных в Амурском заливе (Японское море), были обнаружены многочисленные клетки мелкого вида центрических диатомовых *Minidiscus comicus* Takano. Это первая находка рода *Minidiscus* Hasle и вида *M. comicus* Takano в дальневосточных морях России. Приведены морфологическое описание вида по данным трансмиссионной электронной микроскопии, сведения об экологии и распространении в Японском море и Мировом океане.
Ключевые слова: *Minidiscus comicus*, электронная микроскопия, Японское море.

Род *Minidiscus* Hasle (1973) был описан на основе вида *Coscinodiscus trioculatus* F. J. R. Taylor. В настоящее время он включает в себя 3 вида, которые отличаются самыми малыми размерами клеток, известными для планктонных центрических диатомовых (диаметр створок 1.4—7.5 мкм), структура панциря которых распознаваема только на уровне электронной микроскопии (Hasle, Syvertsen, 1997). Основными таксономическими признаками рода *Minidiscus* являются выросты с опорами, наличие которых отличает его от рода *Coscinodiscus*, и расположение выростов ближе к центру створки в отличие от рода *Thalassiosira*. Виды рода *Minidiscus* широко распространены в наннопланктоне прибрежных морских вод, где нередко достигают массового развития, однако из-за малых размеров существенно недоучитываются при проведении гидробиологических исследований (Hasle, Syvertsen, 1997).

Вид *M. comicus* был описан H. Takano (1981) во время «красного прилива» в сентябре 1981 г. в Токийском заливе. В морях России *M. comicus* известен в Азовском море и характеризуется как солоноватоводный вид (Макарова, 1988). Из-за трудностей, связанных с идентификацией, распространение *M. comicus* в Мировом океане до настоящего времени остается неясным (Hasle, Syvertsen, 1997).

При изучении материалов, собранных в Амурском заливе Японского моря, нами были обнаружены многочисленные клетки *Minidiscus comicus* Takano. Это первая находка рода *Minidiscus* Hasle и вида *M. comicus* Takano в дальневосточных морях России. Исследования, проведенные с помощью трансмиссионной электронной микроскопии, позволили дополнить морфологическое описание вида, уточнить географическую и экологическую характеристики *M. comicus*.

Материал и методика

Сборы фитопланктона были выполнены в Амурском заливе Японского моря (43° 11′ с. ш. и 131° 54′ в. д.) на мониторинговой станции с января 1996 по май 1998 г. Пробы отбирали 4-литровым батометром Молчанова с горизонтов 0.5, 2 и 6 м. Материал концентрировали методами обратной фильтрации или осаждения и фиксировали раствором Утермеля.

Исследования проводили с помощью светового микроскопа (СМ) Jenamed-2. Детальное исследование тонкой структуры панциря проводили с использованием трансмиссионного микроскопа (ТЭМ) JEM-100. При подготовке препаратов для электронной микроскопии очистку панцирей проводили по стандартной методике (Hasle, Fryxell, 1970). Материал отмывали дистиллированной водой и концентрировали с помощью центрифуги К-24, 10 тыс. об./мин, что позволило избежать потери мелких и легких панцирей *M. comicus*. Каплю отмытой пробы наносили на бленды, покрытые формваром, и высушивали на воздухе.

В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Ross et al., 1979), с уточнениями и дополнениями, приводимыми для рода *Minidiscus* (Макарова, 1988; Hasle, Syvertsen, 1997).

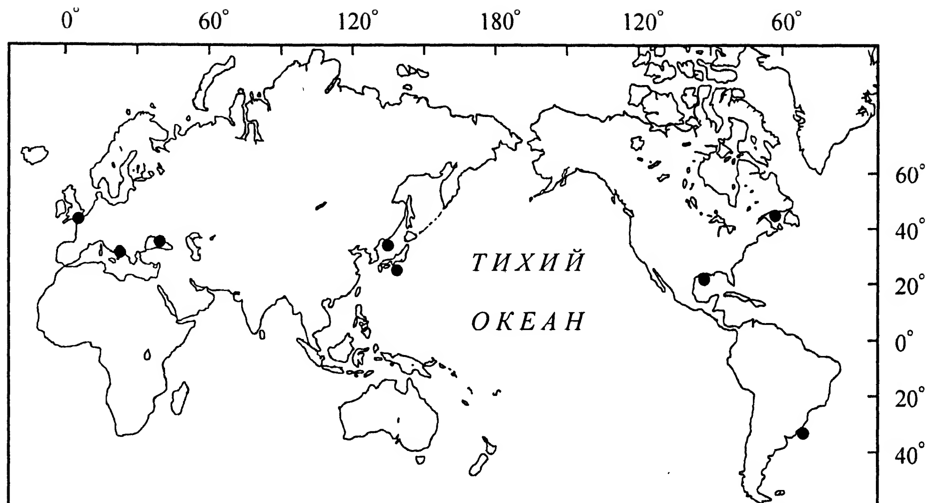
Результаты и обсуждение

Minidiscus comicus Takano, 1981 : 32—33, fig. *2—13*; Макарова, 1988 : 90, табл. 60, 16—18; Takano, 1990 : 172—173; Berard-Therriault et al., 1999 : 73, Pl. 2, fig. *d—f* (см. таблицу-вклейку, *1—6*).

Клетки круглые, с плоскими створками, 3.3—3.6 мкм в диам. Структура створок из радиальных ребер, 7—8 в 1 мкм, дихотомически разветвленных от центров к периферии (см. таблицу-вклейку, *2—4*). Ребра несут отчетливые короткие шипики (таблица-вклейка, *2*, *5*). Крибрум с многочисленными крибральными порами, 26—30 пор в 1 мкм (таблица-вклейка, *5*). На 1/2 или 1/3 радиуса створки расположены от 3 до 5 выростов с опорами с 3 сопутствующими порами в основании выроста (см. таблицу-вклейку, *2—4*). На наружной поверхности створки выросты с опорами несут трубку (таблица-вклейка, *6*). Двугубый вырост один, расположен близ центра створки, едва заметный на ее наружной поверхности.

M. comicus обнаружен в Амурском заливе в апреле 1997 г. на горизонте 2 м при температуре воды 3—8 °С и солености 33—34 ‰. Наряду с *M. comicus* в диатомовом наннопланктоне были отмечены *Thalassiosira binata* Fryxell, *T. mala* Takano, *T. proschkinae* var. *spinulata* (Takano) Makarova. Трудности идентификации наннопланктонных центрических диатомей при подсчете в СМ не позволили дать точную количественную оценку. Вместе с тем просмотр препаратов с помощью ТЕМ позволил сделать вывод о том, что *M. comicus* — массовый вид фитопланктона Амурского залива в весеннее время.

Морфология *M. comicus* из Амурского залива в целом соответствует приведенному в литературе описанию (Takano, 1981). Существуют некоторые отличия в строении створки и расположении выростов с опорами. Так, у обнаруженных нами экземпляров структура створки представлена не ареолами, а радиальными дихотомически ветвящимися ребрами. Известно, что у некоторых видов близкого рода *Thalassiosira* строение ареол зависит от концентрации кремния в воде; в водах с избытком кремния между ребрами формируются поперечные перегородки, образующие ареолы (Hasle et al., 1971; Макарова, 1988). Еще одна отличительная особенность *M. comicus* из Амурского залива — отчетливые шипики на ребрах, ранее не указанные для этого вида (см. таблицу-вклейку, *2*, *5*). Возможно, такое расхождение данных является результатом морфологической изменчивости вида. У некоторых экземпляров из Амурского залива выросты с опорами расположены ближе к краю створки, что было также отмечено для *M. comicus* из Азовского моря (Макарова, 1988). На основании



Распространение *Minidiscus comicus.*

существующих морфологических отличий вид, обнаруженный в Амурском заливе, вероятно, можно считать экологической расой *M. comicus*, обитающей в морских водах.

Согласно литературным данным, *M. comicus* распространен в тропических и умеренных водах (Takano, 1981, 1990; Lange, 1985; Макарова, 1988; Hasle, Syvertsen, 1997). Также известны находки вида у берегов Канады в заливе Святого Лаврентия (Berard-Therriault et al., 1999), относящиеся к Аркто-Бореальной фитогеографической области (см. рисунок). Массовое развитие *M. comicus* было отмечено нами в апреле при температуре воды 3—8 °С, что согласуется с литературными данными о вегетации вида у берегов Аргентины при температуре воды 7.5 °С (Lange, 1985). Известно, что северная часть Японского моря расположена в пределах границы Аркто-Бореальной фитогеографической области (Беклемишев, Семина, 1986). В целом, на основании полученных нами данных и литературных сведений, можно предположить, что вид имеет арктобореально-тропический тип ареала по системе фитогеографического районирования, предложенной К. В. Беклемишевым с соавт. (1977).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев К. В., Парин Н. В., Семина И. В. Пелагиаль // Океанология. Биология океана. Биологическая структура океана. М., 1977. Т. 1. С. 219—262.

Беклемишев К. В., Семина Г. И. География планктонных диатомей высоких и умеренных широт Мирового океана // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1986. Т. 27. С. 7—23.

Макарова И. В. Minidiscus Hasle // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. С. 90.

Berard-Therriault L., Poulin M., Bosse L. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuare et du golfe du Saint-Laurent. Ottawa, 1999. 420 p.

Hasle G. R. Thalassioseraceae, a new diatom family // Norw. J. Bot. 1973. Vol. 20. N 1. P. 67—69.

Hasle G. R., Fryxell G. A. Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy // Trans. Am. Microsc. Soc. 1970. Vol. 89. P. 469—474.

Hasle G. R., Heimdal B. R., Fryxell G. A. Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. // Biol. Antarctic Seas. 4. Antarctic Res. Ser. 1971. Vol. 17. P. 313—335.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying Marine Phytoplankton. San Diego, 1997. P. 5—385.

Lange K. B. Spatial and seasonal variations of diatom assemblages off the Argentinean coast (South Western Atlantic) // Oceanologia acta. 1985. Vol. 8. N 3. P. 361—370.

Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. Beih, 1979. Hf 64. S. 513—533.

Takano H. New and rare Diatoms from Japanese marine waters — VI. Three new species in *Thalassiosiraceae* // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1981. N 105. P. 31—43.
Takano H. Diatoms // Red tide organisms in Japan. An illustrated taxonomic guide. Tokyo, 1990. P. 162—331.

SUMMARY

In a study of bottle samples of the phytoplankton collected at the monitoring station in Amurskiy Bay, 43° 11′ N. and 131° 54′ E. (Sea of Japan), numerous cells of a small centric diatom *Minidiscus comicus* were found. This is the first record of the genus *Minidiscus* Hasle and species *Minidiscus comicus* Takano in the Far Eastern seas of Russia. New data on morphology of *M. comicus* found by means of electron microscopy and original microphotographs are presented. Data on geographical distribution are discussed.

УДК 581.9(470.32) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© В. А. Агафонов

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

V. A. AGAFONOV. ON SOME NEW AND RARE PLANT SPECIES FOR CENTRAL BLACK EARTH REGION

Воронежский государственный университет, биолого-почвенный факультет,
кафедра биологии и экологии растений
Поступила 04.12.2001

Приводятся новые данные о распространении 19 видов цветковых растений на территории Воронежской, Белгородской, Липецкой и Тамбовской областей Центрального Черноземья. Впервые для флоры средней полосы России указывается *Eriochloa villosa*.
Ключевые слова: новые виды, редкие виды, Центральное Черноземье, Россия.

В результате экспедиционных поездок по территории Центрального Черноземья, анализа гербарных сборов, хранящихся в Гербариях Воронежского государственного университета (ВГУ) и заповедника «Галичья гора», установлены новые местонахождения редких для региона видов цветковых растений, зарегистрированы не указывавшиеся ранее виды. Ниже приведены наиболее интересные находки, гербарные образцы которых хранятся в Гербарии кафедры биологии и экологии растений Воронежского госуниверситета (VOR) и в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

×*Agrotrigia hajastanica* (Tzvel.) Tzvel. — вид гибридогенного рода, являющегося результатом гибридизации *Elytrigia repens* Nevski и *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. Впервые отмечен на территории Воронежской, Липецкой и Тамбовской областей. До настоящего времени указывался только для более южных районов — Крыма, Закавказья и Копетдага (Цвелёв, 1976). Согласно нашим наблюдениям, по типу жизненной стратегии является патиентом и довольно обычен на солончаковых почвах, песках, встречается на меловых обнажениях: Липецкая обл., Добринский р-н, окр. р. п. Добринка, солонец, 15 VI 2000, В. Агафонов, М. Цуриков; Воронежская обл., Острогожский р-н, окр. с. Солдатское, слабо задернованные пески, часто, 23 VI 2000, В. Агафонов; Подгоренский р-н, окр. р. п. Подгорное, на меловых обнажениях, часто, 19 VII 2000, В. Агафонов; Тамбовская обл., Мордовский р-н, урочище Осетровы Отруба, на солончаковых пятнах, довольно обильно, 28 VII 2000, В. Агафонов.

Elymus trachycaulus (Link) Gould et Shinners — новый для Тамбовской обл. адвентивный североамериканский вид. Встречается значительно реже, чем довольно обычный в Черноземье и близкий к нему культивируемый и дичающий *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. (Агафонов, Абрамова, 1999): Тамбовская обл., г. Мичуринск, ж.-д. полотно вокзала Мичуринск-Уральский, 26 VII 2000, В. Агафонов.

Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth — впервые указывается для Воронежской обл. Адвентивный вид, естественный ареал которого в европейской части России лежит значительно южнее и охватывает бассейн р. Кубани, Дагестан, где он встречается у дорог, засоряет посевы риса и других культур. Нами собрано 5 плодоносящих экземпляров в Павловском р-не: окр. с. Александровка-Донская, на обочине автотрассы, 20 VIII 2000, В. Агафонов.

Festuca pseudodalmatica Krajina — новый вид для Воронежской обл. Спорадически встречается на юге и северо-западе Воронежской обл. на степных склонах с близким залеганием мела: Лискинский р-н, окр. с. Колыбелка, склон южной экспозиции с выходами мела, 27 VIII 1999, В. Агафонов; Богучарский р-н, окр. с. Вервековка, степной склон, 4 VII 2000, В. Агафонов, Ю. Семенов; Нижнедевицкий р-н, окр. с. Михнево, степной склон с выходами мела, 23 VI 2001, В. Агафонов.

Festuca brevipila Tracey (*F. trachyphylla* (Hack.) Krajina) — боровой псаммофит. Новый для Воронежской обл. вид, отмечен на северной окраине г. Воронежа в песчаной трансформированной степи на склонах западной и северной экспозиции около жилых домов: северный микрорайон, бульвар Победы, на супесчаной почве, 2 VII 2001, В. Агафонов.

Glyceria arundinacea Kunth — довольно редкий в Центральном Черноземье южный вид. На территории Воронежской обл. до настоящего времени были известны 2 местонахождения — в Борисоглебском и Новохопёрском р-нах (Камышев, 1978; Цвелёв, 1988). В Гербарии кафедры (VOR) нами обнаружены 2 гербарных образца этого вида, определенные авторами сборов как *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.: Воронежская обл., Таловский р-н, ин-т им. Докучаева, у водоемов балки Таловая, 20 VI 1948, Н. Камышев; Белгородская обл., Красногвардейский р-н, Ольховая роща, 20 VI 1961, А. Адащик. Это первое подтверждение присутствия вида на территории Белгородской обл.

Pholiurus pannonicus (Host) Trin. — галофит, паннонско-сарматский вид, принадлежащий к монотипному роду. На территории Центрального Черноземья известен пока только из Воронежской обл., где с начала XX в. неоднократно собирался в Хреновской степи Бобровского р-на (LE, VOR). Нами вид отмечен в 2 новых местонахождениях. Новохопёрский р-н, окр. с. Пыховка, на солончаковом лугу в пойме р. Савала, 19 VI 1986, В. Агафонов; Бобровский р-н, окр. пос. Люблинский, севернее с. Юдановка, солонец, 8 VII 1991, В. Агафонов. Во втором местонахождении вид очень обилен.

Setaria weinmannii Roem. et Schult. (*S. viridis* subsp. *weinmannii* (Roem. et Schult.) Tzvel.) — впервые указывается для Воронежской обл. Спорадически встречается в Богучарском (обочина автотрассы, окр. с. Кравцово, 14 VIII 2001, В. Агафонов), Петропавловском (песчаная степь в окр. с. Березняги, 13 VIII 2001, В. Агафонов), Лискинском (ст. Лиски, ж.-д. пути, 21 VIII 2001, В. Агафонов) р-нах. Во всех местонахождениях вид довольно обилен.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf — в европейской части России вид встречается по берегам водоемов в центральных районах и в дельте Волги (Цвелёв, 1976). В 1999 г. отмечен на территории Рязанской обл. (Волоснова, 2001). Для территории Воронежской обл. приводится впервые: Новоусманский р-н, окр. кордона Веневитиново, левый берег р. Усмани, 26 VIII 1999, В. Агафонов. Наблюдения, проведенные в июле 2000 г., показали, что вид активно расселяется вниз по течению р. Усмань.

Allium praescissum Reichenb. — вид, новый для флоры Воронежской обл. Ранее отмечался на солонцах в Тамбовской и Липецкой областях (Агафонов, Хмелев, 1995; Агафонов, 2000). В Гербарии (VOR) среди сборов *Allium paniculatum* L. нами найдены 2 гербарных образца, которые при проверке оказались принадлежащими *A. praescissum*: Тамбовская обл., Токаревский р-н, д. Рассвет, солонцы, 23 VII 1960, Лобачева; Воронежская обл., Таловский р-н, склон балки Таловая, 12 VII 1948, Н. Камышев. По нашим наблюдениям, нередок на степных солонцеватых склонах и солонцах Воронежской обл.: Новоусманский р-н, окр. пос. Волна, солонец, 08 VII 1988, В. Агафонов; Панинский р-н, окр. пос. Комсомолец, солонец, 20 VII 1986, В. Агафонов. На территории области также зарегистрирован на засоленных почвах в Поворинском и Кантемировском р-нах.

Chenopodium opulifolium Schrad. — южный вид, встречающийся к северу от лесостепной зоны только в качестве заносного растения (Мосякин, 1996). По данным Н. Н. Цвелёва (1977), указывался для Воронежской и Курской областей. При просмотре гербарных образцов *Chenopodium album* L., хранящихся в Гербарии (VOR), Т. А. Федоровой (МГУ) был обнаружен экземпляр *C. opulifolium*, собранный в г. Воронеже С. В. Голицыным: сорные места в саду при Ботаническом ин-те, 27 VIII 1932. В последнее время на территории г. Воронежа нами отмечено 3 местонахождения вида: Ст. Отрожка, на ж.-д. путях, 11 VIII 1999, В. Агафонов; Северный микрорайон, обочина Задонского шоссе, 2 IX 2000, В. Агафонов; Ленинский р-н, ул. Чапаева, обочина автодороги, 6 IX 2000, В. Агафонов.

Cerastium semidecandrum L. — довольно редкий в Центральном Черноземье псаммофильный вид. До настоящего времени был известен на территории Воронежской обл. только на песках в Бобровском р-не (Маевский, 1964; Камышев, 1978). Найден значительно северо-восточнее, в Эртильском р-не: окр. с. Щучьи Пески, на песке, 10 V 2001, В. Агафонов, В. Азарных.

Gypsophila perfoliata L. — редкое для Воронежской обл. растение, ранее отмечавшееся только в Новохоперском р-не (Камышев, 1978). В 1987 г. зарегистрирован занос этого вида по железной дороге на территорию Усманского бора (Стародубцева, 1999). Нами вид обнаружен в довольно большом числе особей (15) в Поворинском р-не у переезда на ж.-д. насыпи в с. Байчурово, 10 VIII 2001. На улицах этого села по обочинам дорог, около домов, массово произрастает адвентивный злак *Hordeum jubatum* L., который выглядит вполне натурализовавшимся, что мы наблюдали также на песках в Павловском р-не близ с. Александровка-Донская.

Orchis palustris Jacq. — очень редкий вид, находящийся под угрозой исчезновения на территории Российской Федерации. В европейской части России достоверно известно несколько местонахождений в Воронежской и Белгородской областях (Красная..., 1988). Отмечен в Воронежской обл. на территории Павловского р-на: пойменный луг р. Битюг в окр. с. Лосево, 10 VI 2001, В. Агафонов, К. Гильмутдинов.

Petrosimonia triandra (Pall.) Simonk. — очень редкий в Центральном Черноземье пустынно-степной галофильный вид, собиравшийся в 1950-е годы в Поворинском р-не Воронежской обл. на солонцах близ с. Вихляевка (Камышев, 1978). Из данных гербарной этикетки образца, хранящегося в Гербарии (VOR), нельзя было почерпнуть сведения о том, насколько был обилен вид в данном местонахождении. В 2001 г. при обследовании этой территории, на солонцовых комплексах между селами Вихляевка и Каменка, нами зарегистрирована *Petrosimonia triandra*, которая встречается здесь в полынно-типчаковых сообществах и местами довольно обильна.

Picris rigida Ledeb. ex Spreng. — впервые указывается для Воронежской обл.: Новоусманский р-н, окр. пос. Волна, солонцовый комплекс, 11 VIII 1986, В. Агафонов. Вид очень близок к широко распространенному в Центральном Черноземье *P. hieracioides* L., отличается от него лишь волосками на листочках обертки, которые колбовидно или конусовидно расширены от основания и обычно слабо

окрашены. В последние годы этот вид неоднократно наблюдался нами в разных районах г. Воронежа и области.

Rumex marschallianus Reichenb. — редкий на территории Воронежской обл. лугово-галофильный вид, до настоящего времени известный только из Таловского р-на (Камышев, 1978). Собран южнее, в Поворинском р-не: окр. с. Байчурово, солончаковатая почва у ручья, 11 VI 1986, В. Агафонов.

Scirpoides holoschenus (L.) Sojak — псаммофильно-галофильный вид. Внесен в список растений, нуждающихся в охране на территории центральной части европейской России, статус — сокращающийся в численности вид (Редкие..., 1981). В Центральном Черноземье известен только из Воронежской и Белгородской областей. В работе Н. С. Камышева (1978) указывается как редкое растение, встречающееся на юге Воронежской обл. Отмечен С. В. Голицыным (1961) на территории Воронежского государственного заповедника на песчаной отмели у оз. Глубокого, в данном местонахождении сохранился до настоящего времени (Стародубцева, 1999). Вид указывается Н. Н. Цвелёвым (1988) для территории Хопёрского государственного заповедника. В Гербарии кафедры биологии и экологии растений ВГУ хранятся сборы В. В. Матюшенко с территории Петропавловского р-на Воронежской обл., с песков в окр. сел Дедовка и Глубокое. На территории области вид нами найден также в пойме р. Битюг, в окр. г. Боброва (песчаная терраса р. Битюг у г. Боброва, 8 VIII 1998, В. Агафонов), на юго-западной окраине Усманского бора в окр. кордона Веневитиново (песчаный берег оз. Чистого, 28 VII 2001, В. Агафонов). Довольно обширные заросли зарегистрированы нами на супесчаных почвах в притеррасной пойме Дона в окр. с. Старотолучеево Богучарского р-на и выше по течению реки, в окр. с. Журавка. Вид также собирался и на юге Белгородской обл.: окр. с. Двулучное, старовозрастные сосновые посадки, песок на просеке, 16 VI 1995, В. Агафонов).

Tulipa gesneriana L. — редкий степной вид, внесенный в Красную книгу РФ (1988). Указывается для Тамбовской обл. (Камышев, 1978), встречается северо-восточнее — на территории Волжско-Камского флористического района (Мордак, 1979). В Воронежской обл. до настоящего времени известны местонахождения только в южных районах (Голицын, Матюшенко, 1964; Камышев, 1978; Цвелёв, 1988; Агафонов, Микулин, 1997). Нами отмечено самое северное местонахождение вида в довольно густонаселенной северо-западной части Воронежской обл.: Хохольский р-н, окр. с. Хохол, урочище Ровное, 10 V 2000, В. Агафонов, А. Кукина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В. А. О распространении некоторых видов растений на территории Воронежской и Липецкой областей // Флора и растительность северной лесостепи. Тула, 2000. С. 3—4.

Агафонов В. А., Абрамова Л. Н. Адвентивный компонент флоры антропогенно-трансформированных фитоценозов г. Воронежа и его окрестностей // Геоботаника XXI в. Материалы Всероссийской науч. конф. Воронеж, 1999. С. 158—161.

Агафонов В. А., Микулин Е. В. Редкие и охраняемые виды растений во флоре урочища Шлепчино Богучарского района Воронежской области // Актуальные вопросы экологии и охраны природы южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, 1997. С. 69—70.

Агафонов В. А., Хмелев К. Ф. Редкие виды и растительные сообщества засоленных почв Окско-Донской равнины // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: Межвед. сб. науч. тр. Самара, 1995. С. 173—177.

Волоснова Л. Ф. Флористические находки в Рязанской области // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: Матер. науч. совещ. (Рязань, 29—31 января 2001 г.). М., 2001. 172 с.

Голицын С. В. Флора Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1961. Вып. 10. 101 с.

Голицын С. В., Матюшенко В. В. Элементы полупустыни на крайнем юго-востоке Центрального Черноземья (предварительное сообщение) // Науч. зап. Воронежского отд. Всесоюз. бот. общ-ва. 1964. С. 15—22.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 591 с.

Маевский Т. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР / Изд. 9-е. Л., 1964. 880 с.

Мосякин С. Л. Род *Chenopodium* L. Флора Восточной Европы. Т. 9. 1996. С. 42—43.

Мордак Е. В. Род *Tulipa* L. Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 235.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Стародубцева Е. А. Флора Воронежского государственного заповедника. Сосудистые растения // Флора Воронежского заповедника: сосудистые растения, мохообразные, лишайники, грибы. (Аннотированные списки). М., 1999. С. 5—96. (Флора и фауна. Вып. 78).

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 244—255.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

SUMMARY

New information on distribution of 19 species of vascular plants, which are rare or found for the first time in 4 Regions of the Black Earth Zone, is given. Localities of the species new for the regions, including *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth recorded for the first time in the Middle Russia, are reported.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9(470.23)

© Е. Ю. Еремеева,[1] П. Г. Ефимов,[2] Ю. А. Иваненко,[3]
Е. Е. Румянцева,[4] И. В. Черепанов[5]

РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «РЕКА РАГУША» И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

E. Yu. YEREMEYEVA, P. G. YEFIMOV, Yu. A. IVANENKO, E. E. RUMYANTZEVA, I. V. CHEREPANOV. RARE AND PROTECTED PLANT SPECIES IN NARUTAL RESERVATION «RAGUSHA RIVER» AND ITS SURROUNDINGS (LENINGRAD REGION)

[2, 3, 4] С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., д. 7/9
E-mail: erumflor@mail.ru
[1, 5] С.-Петербургский городской Дворец творчества юных
191011 С.-Петербург, Невский пр., 39. Факс: (812)310-14-14
E-mail: tchlab@hotmail.com
Поступила 29.05.2000
Окончательный вариант получен 09.04.2002

Приводится обзор исследований флоры и растительности памятника природы «Река Рагуша» и его окрестностей, описываются особенности ландшафтов и растительности этой территории. Для 22 редких и охраняемых в Ленинградской обл. видов сосудистых растений указаны точные местонахождения и даны краткие характеристики их местообитаний.

Ключевые слова: охраняемые виды, сосудистые растения, памятник природы, р. Рагуша, Ленинградская обл.

Р. Рагуша издавна привлекала внимание ученых и любителей природы. Особый интерес представляет расположенная близ д. Рудная Горка Ленинградской обл. каньонообразная долина Рагуши, прорезанная рекой в толще известняков каменноугольного возраста. В 1.5 км юго-западнее Рудной Горки начинается участок подземного русла Рагуши: вода уходит в воронки и поноры и в 2 км ниже по течению с шумом извергается из-под земли. Своеобразная растительность и богатая флора дополняют самобытную картину этих мест.

Первые сведения о флоре окр. Рудной Горки содержатся в статьях А. А. Антонова (1884, 1888). Однако его маршруты в основном проходили по долине р. Воложбы, в которую впадает р. Рагуша. Настоящим открывателем оригинальной флоры долины Рагуши является Е. И. Исполатов, который оставил нам вдохновенное описание р. Рагуши, восхитившей его своей красотой и необычностью (Исполатов, 1904, 1905). Список собранных в окр. Рудной Горки растений насчитывает 32 вида, среди которых много редких: *Equisetum scirpoides* Misch., *Botrychium virginianun* (L.) Sw., *Ophioglossum vulgatum* L., *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) A. Khokhr., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Silene noctiflora* L., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *Epilobium tetragonum* L., *Gentiana cruciata* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Crepis sibirica* L. (номенклатура современная, названия приведены по С. К. Черепанову (1995)). Гербарные образцы из коллекции Исполатова частично сохранились в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Гербарии кафедры ботаники С.-Петербургского государственного ун-та (СПбГУ) (LECB).

После 1902 г. долина р. Рагуши не изучалась ботаниками на протяжении полувека. Ю. Д. Цинзерлинг (1932), описывая растительность Северо-Запада европейской части СССР, для характеристики Шереховичско-Пикалевского р-на использовал данные Е. И. Исполатова. Изучение долины р. Рагуши было продолжено только в 1950-е годы, когда в этом районе работал А. А. Ниценко с учениками (Ниценко, 1962). На основании этих исследований в 1976 г. в долине Рагуши был организован памятник природы.

В 1970-х и в начале 1980-х годов Рагушу посетил целый ряд исследователей, сотрудников Ленинградского государственного ун-та (ЛГУ) — Н. А. Миняев, Е. В. Симачева, В. И. Симачев, А. В. Халлинг, В. М. Шмидт, а также сотрудники БИН РАН — М. С. Боч, Л. И. Крупкина, Н. Н. Цвелёв. Благодаря их изысканиям здесь были обнаружены такие редкие в Ленинградской обл. растения, как *Cypripedium calceolus* L., *Lathraea squamaria* L., *Galium triflorum* Michx. Особо следует отметить находку очень редкого во флоре Европейской России папоротника *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, для которого долина р. Рагуши является вторым местонахождением в Ленинградской обл. (Симачева, 1982; Дыренков, Симачева, 1985). В 1977—1979 гг. в долине р. Рагуши под руководством Н. А. Миняева работал студент кафедры ботаники ЛГУ А. Г. Андреев, который в 1980 г. защитил дипломную работу «Флора Шереховичских высот и их ближайших северных окрестностей». Но, несмотря на почти вековую историю исследования флоры долины р. Рагуши, полный список видов сосудистых растений для этой территории так и не был опубликован.

Начиная с 1987 г. на Рагуше проходили ежегодные экспедиции кружка геоботаники С.-Петербургского городского Дворца творчества юных (СПбГДТЮ) под руководством И. В. Черепанова (Черепанов и др., 1992), которые с 1991 г. продолжились в форме экспедиций Лаборатории ботаники СПбГДТЮ (руководители И. В. Черепанов и Е. Ю. Еремеева). В разное время в них принимали участие Ю. А. Иваненко, Е. Е. Румянцева и Л. Е. Курбатова (кафедра ботаники СПбГУ). Целью настоящей публикации является подведение итогов работы экспедиции Лаборатории ботаники СПбГДТЮ по изучению флоры и растительности памятника природы «Река Рагуша» и его окрестностей.

Описания ландшафтов, приведенные в статье, основаны на личных многолетних наблюдениях авторов.

Ландшафты изученной территории характеризуются прежде всего резким контрастом между глубоко врезанными хорошо дренированными речными долинами и слабовсхолмленными заболоченными водоразделами, абсолютные высоты которых постепенно повышаются к югу и юго-востоку от 120—130 до 200—210 м. Сравнительно маломощный чехол осадочных пород ледникового происхождения подстилается здесь несколькими чередующимися слоями известняков и глин верхнедевонского и нижнекарбонового возраста, которые в совокупности образуют водоупорный горизонт. Верхний пласт известняков насыщен водой, и в тех местах, где он обнажается на склонах речных долин, обильны ключи. По всей обследованной территории, особенно в окрестностях речных долин, развиты карстовые явления.

На водоразделах широко представлены еловые леса, среди которых преобладают типичные сфагновые и зеленомошные ельники, особенно черничники. Площадей, занятых брусничниками и кисличниками, гораздо меньше. На участках с хорошим дренажем можно встретить еловые леса со сложным подлеском, в котором кроме обычных для ельников видов представлены *Daphne mezereum* L., *Lonicera xylosteum* L., *Viburnum opulus* L. В травостое таких лесов, как правило, присутствуют *Pulmonaria obscura* Dumort., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. и др.

Зеленомошные и лишайниковые сосняки на изученной территории почти отсутствуют. Они появляются в небольших количествах только на вершинах и склонах немногих наиболее высоких холмов ледникового происхождения с супесчаным грунтом. Именно с редкостью подобных местообитаний можно связать отсутствие во флоре района таких обычных для области видов, как *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и *Polygonatum officinale* (Mill.) Druce.

На выровненных участках водоразделов широко распространены болота, преимущественно типичные верховые грядово-мочажинные. Кроме них встречаются сфагновые сосняки с хорошо развитым древостоем высотой 12—18 м и кустарничковым ярусом из *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata* L. и *Empetrum nigrum* L. От прочих болот водораздела отличается болото Горилец, расположенное южнее р. Воложбы, в междуречье рек Рагуши и Черенки. Оно имеет четко выраженные мочажины и гряды, в течение всего года сильно обводнено. Здесь обнаружены медленно текущие открытые водотоки, слепо начинающиеся и заканчивающиеся в болоте. На Горилецком болоте в изобилии встречаются некоторые виды, не отмеченные или редкие на других болотах, например *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Rhynchospora alba* (L.) Vahl., *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Betula nana* L., *Salix lapponum* L. и др. Можно предположить, что вода в это болото поступает не только с атмосферными осадками, но и из каких-либо карстовых водотоков.

Долины рек Рагуши, Лининки, Черенки, Поныри и Горюни в нижнем течении так же, как и долина Воложбы в верхнем течении, глубоко врезаны в подстилающие слои коренных пород. Склоны долин обычно довольно крутые, а в наиболее развитых участках можно насчитать до 3—4 террас. Большая часть склонов занята лесами с преобладанием лиственных пород. Только на участках, наименее подверженных эрозионным явлениям, можно найти древостои из ели и сосны со значительной примесью березы бородавчатой. Чаще всего в таких лесах представлен подлесок из *Daphne mezereum* L., *Viburnum opulus* L., *Lonicera xylosteum* L. Нередко встречается *Juniperus communis* L. В травяно-кустарничковом ярусе кроме брусники и других видов, характерных для зеленомошных лесов, обильны виды, типичные для лесов с разреженным древостоем, — *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. epigeios* (L.) Roth, *Fragaria vesca* L., а также неморальные виды — *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Carex digitata* L. и др.

Гораздо чаще на склонах можно встретить леса со сложным невысоким (10—12 м) древостоем, в котором представлены ольха серая, вяз шершавый, березы пушистая и бородавчатая и примеси разнообразных широколиственных пород, чаще всего клена и липы. В подлеске здесь нередко встречается орешник. В травостое велико участие *Aegopodium podagraria* L., *Campanula latifolia* L., *Campanula trachelium* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

Наиболее нарушенные эрозией участки склонов несут следы оползневого рельефа и покрыты лугоподобными сообществами с разнообразным травостоем. Один из основных доминирующих видов здесь *Tussilago farfara* L. Встречаются участки, на которых сформировался сплошной покров из малины, а также участки, покрытые в разной степени сформированным древостоем из ольхи серой.

По склонам речных долин на небольших участках обнажений известняка, на моховых подушках и по трещинам произрастают *Circaea alpina* L., *Equisetum hyemale* L., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и редкий для области *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) A. Khokhr. В верхних частях склонов на известняковых обнажениях и осыпях встречается еще один редкий вид папоротника — *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm.

Днища речных долин и увлажненные террасы заняты преимущественно лесами из ольхи серой и вяза шершавого с травостоем, в котором преобладают *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria nemorum* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Campanula latifolia* L. Эти леса также являются местообитанием ряда редких видов растений: *Crepis sibirica* L., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie.

Особый интерес представляют многочисленные в долине Воложбы ключевые болота. Они развиваются на выходах ключей в тех местах, где дно долины вскрывает обводненную толщу известняка. Для них характерно постоянство водного баланса и низкая температура воды (8—12 °C), слой торфа, по-видимому, невелик. На большей части болот развит сплошной моховой покров из видов родов *Plagiomnium*, *Rhizomnium*, *Cratoneuron*, а также *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Marchantia aquatica* (Nees) Burgeff и *Sphagnum warnstorfii* Russ. Травяно-кустарничковый покров чрез-

Рис. 1. Местонахождения редких и охраняемых растений памятника природы «Река Рагуша».

1 — *Diplazium sibiricum*; 2 — *Gymnocarpium robertianum*; 3 — *Rhizomatopteris sudetica*; 4 — *Polystichum braunii*; 5 — *Botrychium lanceolatum*; 6 — *Botrychium multifidum*; 7 — *Equisetum scirpoides*; 7а — *Equisetum variegatum*; 8 — *Trisetum sibiricum*; 9 — *Coeloglossum viride*. Масштабная линейка — 2 км.

вычайно своеобразен и включает в себя не только болотные, но и луговые виды, такие как *Bistorta major* S. F. Gray, *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr. Встречаются также кочкарники, сформированные *Carex appropinquata* Schum. На ключевых болотах встречается большое количество редких видов растений, среди которых *Saxifraga hirculus* L. Редкость и ландшафтное своеобразие ключевых болот, наличие здесь охраняемых видов делают их важным природным объектом, заслуживающим охраны.

Ниже приводится список редких и охраняемых видов высших сосудистых растений, зарегистрированных авторами на территории памятника природы и в его окрестностях с 1987 по 2000 г. Гербарные образцы переданы на хранение в Гербарий БИН РАН (LE). Исключением является *Equisetum scirpoides* Michx., местонахождения которого авторам обнаружить не удалось, однако гербарные образцы этого вида, собранные в долине р. Рагуши в 1977—1978 гг., хранятся в гербарии кафедры ботаники СПбГУ (LECB). Названия таксонов даны согласно сводке С. К. Черепанова (1995), порядковые номера видов в списке использованы для указания их местонахождений в пределах обследованной нами территории (рис. 1, 2). Для каждого вида приводится перечень его местонахождений, документированных гербарными образцами, а также краткая характеристика предпочитаемых им экотопов и растительных сообществ на изученной территории.

Рис. 2. Местонахождения редких и охраняемых растений памятника природы «Река Рагуша» (продолжение).
10 — *Cypripedium calceolus*; 11 — *Epipogium aphyllum*; 12 — *Hammarbya paludosa*; 13 — *Neottia nidus-avis*; 14 — *Caltha radicans*; 15 — *Saxifraga hirculus*; 16 — *Viola selkirkii*; 17 — *Centaurium erythraea*; 18 — *Lithospermum officinale*; 19 — *Lathraea squamaria*; 20 — *Campanula bononiensis*; 21 — *Crepis sibirica*. Масштабная линейка — 2 км.

Woodsiaceae Hert.

1. *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata. Окр. д. Семеновское, крутой склон левого берега р. Горюни в месте впадения ее в Воложбу; в 2 км западнее д. Рудная Горка, на склоне левого берега р. Рагуши; 0.5 км к северу от д. Рудная Горка на береговых склонах ручья, впадающего в р. Воложбу; в 2 км юго-восточнее д. Савино, заболоченная терраса левого берега р. Воложбы.

Вид встречается на террасах склонов речных долин, реже на самих склонах, преимущественно недалеко от мест выхода ключей, в лесных сообществах сложного состава, в древостой которых наряду с елью или сосной входит широкий спектр лиственных пород — береза бородавчатая, осина, ольха серая, вяз шершавый, липа, клен. В травяно-кустарничковом ярусе *Diplazium sibiricum* образует пятна площадью до нескольких квадратных метров. Вместе с ним часто встречаются *Equisetum pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Geum rivale* L., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., реже — *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) A. Khokhr. В местах обитания этого вида часто развит моховой покров с доминированием *Plagiomnium ellypticum* (Brid.) T. Kop. и большим количеством *Marchantia polymorpha* L.

2. *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. Окр. д. Половное (1 км на север), верхняя часть крутого известнякового склона правого берега р. Черенки в 1 км от

места ее впадения в Воложбу; окр. р. Рудная Горка, левый берег Рагуши, на известняковых плитах береговой террасы.

Этот вид встречается на эродированных участках склонов долин с несомкнутым еловым древостоем с примесью широколиственных пород. Склоны в этих местах обычно несут следы оползневого процесса, грунт насыщен обломочным материалом. Реже можно видеть этот папоротник в трещинах береговых обнажений известняка, главным образом в верхней части склонов.

3. *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) A. Khokhr. В 2 км юго-восточнее д. Зубакино, левый берег р. Поныри в 1 км от места впадения ее в Зубакинское оз. (оз. Волошино); в 2 км западнее д. Рудная Горка, средняя терраса левого берега р. Рагуши; 1 км на юго-восток от д. Семеновское, левый берег р. Горюни неподалеку от места впадения ее в р. Воложбу; в 2 км юго-восточнее д. Савино, терраса левого берега р. Воложбы.

Вид встречен многократно, как правило, на довольно влажных склонах речных долин, в лесных сообществах разнообразного состава — ольшаниках, ольшаниках с примесью вяза, ельниках с примесью ольхи серой и широколиственных пород. Почва в местах его произрастания обычно имеет небольшую мощность, слабо задернована и несет следы плоскостного смыва. Заросли папоротника приурочены ко всевозможным уступам, корневым выворотам, валежнику.

Dryopteridaceae Ching

4. *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée. Левый берег Рагуши в окр. д. Рудная Горка, кратерообразный склон берега в месте выхода ключей из-под склона; 1 км на север от д. Рудная Горка, берег ручья, впадающего в р. Воложбу; в 2 км северо-западнее д. Рудная Горка, вокруг истока ручья, впадающего в Воложбу.

Известные 3 местонахождения расположены на склонах долины Рагуши и в долинах небольших ручьев, впадающих в Воложбу. Эти участки отличаются высокой влажностью. Здесь развит сомкнутый, но невысокий древостой из ольхи и вяза шершавого. Напочвенный покров полидоминантный, несомкнутый. Кроме *Polystichum braunii* основную роль в нем играют *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Aconitum septentrionale* Koelle. Почвы здесь богаты гумусом, насыщены известняковым щебнем и имеют незначительную мощность. Заметны следы плоскостной эрозии (смыва). Подстилка неразвита. Почва покрыта большим количеством поваленных древесных стволов и ветвей на разных стадиях разложения. Рельеф этих участков за 13 лет исследований значительно изменился в связи с эрозионными процессами.

Ophioglossaceae (R. Br.) Agardh

5. *Botrychium lanceolatum* (S. G. Gmel.) Angstr.

6. *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.

Оба вида встречены нами единственный раз в 4 км восточнее д. Дорогоща, на левом берегу р. Понырь у поворота реки на северо-восток, на сухом лугу на вершине холма. Луг расположен на коренном берегу р. Поныри. Этот участок долины был мелиорирован, русло реки было спрямлено, а на пологих берегах, вероятно на месте сведенных лесных сообществ, созданы сенокосные угодья. Почва в верхней части склона хорошо дренирована и включает большое количество известнякового щебня. Низкотравное луговое сообщество с хорошо развитым моховым покровом, в котором встречены оба этих вида, отличается от соседних лугов специфическим видовым составом. Наряду с обычными луговыми видами — *Anthoxanthum odoratum* L., *Lathyrus pratensis* L., *Ranunculus acris* L., *Rhinanthus minor* L., *Hypericum maculatum* Crantz и др. здесь произрастают также виды влажных и заболоченных лугов — *Gentianella uliginosa* (Willd.) Boern., *Chrysaspis spadicea* (L.) Greene, *Parnassia*

palustris L., *Listera ovata* (L.) R. Br. и обитатели сухих открытых участков сосновых лесов — *Chrysaspis aurea* (Poll.) Greene, виды рода *Pilosella*, *Viola arenaria* DC., *Steris viscaria* (L.) Rafin.

Equisetaceae Rich. ex DC.

7. *Equisetum scirpoides* Michx. Правый берег р. Рагуши, в 1 км выше ее устья, верхняя часть берегового склона, выступы террасы, 5 VIII 1977, А. Андреев; левый берег р. Рагуши в 2 км выше ее устья, выходы ключей под склоном второй надпойменной террасы, 26 VII 1978, Н. Миняев, Е. Симачева; правый берег р. Воложбы неподалеку от устья Рагуши, заболоченная береговая терраса в месте выхода ключей, 30 VII 1978, Е. Симачева, А. Месникова (LECB).

7а. *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr. Заброшенный карьер в 4 км на юго-запад от пос. Мозолево. Единственное известное местонахождение.

Карьер, вырытый при добыче бокситных руд, полностью затоплен водой р. Дрочиловки. Берега образовавшегося проточного водоема довольно крутые, так как представляют собой отвалы бокситной руды. *E. variegatum* произрастает на отмели с илистым, состоящим из мелких частиц боксита грунтом.

Poaceae Barnh.

8. *Trisetum sibiricum* Rupr. В 0.5 км к юго-востоку от д. Семеновское, правый берег р. Воложбы, на пойменном переувлажненном кочкарном лугу, на вершинах старых кочек *Carex caespitosa* и *C. appropinquata*. Единственное известное местонахождение.

Orchidaceae Juss.

9. *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. В 0.5 км на юго-восток от д. Семеновское, луг на правом высоком берегу Воложбы. Единственное известное местонахождение.

Разнотравный луг, ранее представлявший собой полевые угодья, где чаще всего возделывался лен-долгунец, в настоящее время постепенно зарастает ивами и сосной. Почвенный слой насыщен известняковым щебнем, моховой покров хорошо развит. Среди обычных луговых видов — *Briza media* L., *Polygala vulgaris* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Origanum vulgare* L., *Rhinanthus serotinus* (Schoenh.) Oborny, *Galium boreale* L., *Campanula glomerata* L., *Succisa pratensis* Moench, *Centaurea scabiosa* L., здесь в изобилии встречаются другие орхидные — *Listera ovata* (L.) R. Br., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., а также довольно редкие на исследованной территории *Ophioglossum vulgatum* L. и *Carlina vulgaris* L.

10. *Cypripedium calceolus* L. Устье р. Рагуши, склон коренного берега правого рукава реки; левый берег Рагуши, в 1 км от устья, склон между оползнями; крутой заболоченный склон правого берега ручья, впадающего в р. Воложбу в 0.5 км на восток от устья Рагуши; в 2 км на юго-восток от д. Савино, терраса левого берега Воложбы.

Довольно часто встречающийся на территории памятника природы и его окрестностей вид. Произрастает в различных местообитаниях от осветленных разреженных еловых лесов с множеством луговых видов в составе травостоя на крутых участках склонов, расчлененных оползнями, до вязо-ольховых, увлажненных ключевыми водами, тенистых лесов нижней части склонов.

11. *Epipogium aphyllum* Sw. В 6 км северо-западнее д. Семеновское на вырубке, поросшей осиной и березой; юго-восточный берег оз. Нунгоша в ельнике с примесью осины; окр. болота Горилецкого, в елово-осиновом лесу.

Местонахождения этой орхидеи приурочены к старым ельникам или вырубкам ельников с примесью осины. Напочвенный покров не сомкнут, иногда отсутст-

вует. Хорошо развита подстилка из слаборазложившихся прошлогодних листьев и хвои.

12. *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze. В 2 км южнее пос. Южный Лесной, в мочажинах переходного болота; в мочажинах болота Горилецкое (приблизительно 1 км к востоку от оз. Горилец).

Вид встречается на наиболее влажных мочажинах болот переходного типа со слабо выраженным грядово-мочажинным рельефом с преобладанием в травостое *Menyanthes trifoliata* L., *Oxycoccus palustris* Pers. и *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. В сплошном сфагновом покрове болот доминируют *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. magellanicum* Brid., *S. angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. Здесь же обнаружен редкий для области вид *S. pulchrum* (Lindb. ex Braitw.) Warnst. (Сфагновые мхи определены научным сотрудником БИН РАН О. В. Галаниной). A. Skögen (1974) отмечает, что *Hammarbya paludosa*, возможно, привязан к болотам с постоянным водным режимом. Болота, на которых эта орхидея встречена нами, производят впечатление обводненных ключами, поскольку даже в чрезвычайно засушливое лето 1999 г. на них высыхал только очень небольшой слой верхушек сфагнумов.

13. *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. В 2 км юго-восточнее д. Савино, терраса левого берега Воложбы, склон останца; в 2 км западнее д. Рудная Горка, верхняя терраса левого берега р. Рагуши; правый берег р. Воложбы, смешанный лес на склоне над ключевым болотом; восточная окраина болота Гладкого, ельник с примесью осины.

Вид встречается в разнообразных лесных сообществах, всегда с участием в древостое ели, часто с примесью березы и осины, преимущественно на хорошо дренированных участках склонов речных долин.

Ranunculaceae Juss.

14. *Caltha radicans* Forst. В 1 км к северу от д. Рудная Горка, русло ручья, впадающего в Воложбу; юго-восточный берег оз. Зубакино (Волошино), в русле ключевого ручья, впадающего в озеро.

Вид обычно встречается на берегах ключей и ручьев у уреза воды, на переувлажненных моховых подушках, спускается под воду.

Saxifragaceae Juss.

15. *Saxifraga hirculus* L. Ключевое болото в 2 км юго-восточнее д. Савино, на левом берегу р. Воложбы.

Единственное известное местонахождение — богатое ключевое болото с моховым покровом из *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop., *Marchantia aquatica* (Nees) Burgeff, *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. и обилием в травостое *Carex appropinquata* Schum., *C. rostrata* Stokes, *Cardamine amara* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Stellaria alsine* Grimm.

Violaceae Batsch

16. *Viola selkirkii* Pursh et Goldie. Окр. д. Рудная Горка, правый берег Рагуши, в елово-широколиственном лесу на склоне.

Вид довольно часто встречается в лесных сообществах — ельниках с примесью ольхи и широколиственных пород, ольшаниках с примесью вяза и иногда ели в поймах и на склонах речных долин Рагуши и Воложбы.

Gentianaceae Juss.

17. *Centaurium erythraea* Rafn. В 4 км к востоку от д. Дорогоща, правый коренной берег р. Понырь. Единственное известное местонахождение.

Вид обнаружен на опушке осинового леса с примесью березы, в колеях полевой дороги; сопутствующие виды — *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Carex pallescens* L., *C. flava* L., *Trifolium pratense* L., *Prunella vulgaris* L.

Boraginaceae Juss.

18. *Lithospermum officinale* L. Левый берег р. Рагуши, в районе впадения Рагуши в Воложбу, в зарослях ольхи и ивы на зарастающем пойменном лугу. Единственное местонахождение.

На лугу развит сложный, богатый видами травостой с участием *Alopecurus pratensis* L., *Thalictrum simplex* L., *Th. flavum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Scrophulariaceae Juss.

19. *Lathraea squamaria* L. В 1 км к северу от д. Рудная Горка, на левом берегу р. Воложбы, в зарослях лещины на склоне.

Вид, по-видимому, довольно часто встречается на склонах долин Рагуши, Воложбы и других рек, приурочен к местообитаниям *Corylus avellana* L.

Campanulaceae Juss.

20. *Campanula bononiensis* L. Окр. д. Струги, на склоне северного берега оз. Стругского, на обочине проселочной дороги.

Вид встречен только в окр. оз. Стругского в рудеральных местообитаниях: на обочине дороги и на опушке ольшаника, на краю пастбища.

Asteraceae Dumort.

21. *Crepis sibirica* L. В 2 км юго-восточнее д. Зубакино, левый берег р. Поныри, в 1 км от места впадения ее в Зубакинское оз. (оз. Волошино); пойма р. Рагуши неподалеку от ее устья, правый берег.

Местообитания этого вида приурочены к влажным пойменным ольшаникам, обычно с примесью вяза шершавого. Часто образует пятна близ русел постоянных и временных водотоков. Встречается также на склонах речных долин в елово-лиственных лесах. В травостое вместе с *Crepis sibirica* встречаются *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Campanula latifolia* L., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Aconitum septentrionale* Koelle.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. А. О флоре Тихвинского и Белозерского уездов Новгородской губернии. Предварительный отчет // Тр. СПбОЕ. 1884. Т. 25. Вып. 2. Протоколы заседаний. С. 99—106.

Антонов А. А. Материалы к флоре Новгородской губернии: отчет ботанического отделения СПб. общества естествоиспытателей о летней командировке в Тихвинский и Белозерский уезды // Тр. СПбОЕ. 1888. Т. 19. С. 1—66.

Дыренков С. А., Симачева Е. В. Научный семинар, посвященный карстовой реке Рагуше // Изв. ВГО. 1985. Т. 117. № 1. С. 68—69.

Исполатов Е. И. В Новгородской глуши // Естествознание и география. 1904. № 2—3. С. 1—23.

Исполатов Е. И. О растительности восточной части Новгородской губернии // Тр. СПбОЕ. 1905. Т. 34. Отд. бот. С. 33—64.

Ниценко А. А. Об охране природы на Северо-Западе СССР // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1962. Вып. 2. С. 23—27.

Симачева Е. В. Реликтовые сибирские таежные папоротники *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Diplazium sibiricum* (Turcz. et G. Kunze) Kurata на Северо-Западе европейской части РСФСР // Вестн. ЛГУ. 1982. № 9. С. 41—51.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

Черепанов И. В., Крюкова А. С., Фомин В. В. Долина реки Рагуши // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской обл. Л., 1992. Вып. 5. С. 233—238.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
Skögen A. Autecological studies on *Hammarbya paludosa* at Hitra, central Norway // Norw. Jorn. Bot. 1974. Vol. 21. N 1. P. 53—68.

SUMMARY

Some results of flora and vegetation investigations in natural monument «Ragusha river» and its surroundings are presented. The history of botanical studies in this area is observed. Publications, devoted to floristic investigations in river Ragusha canyon, are mentioned. 22 rare and protected wild species of vascular plants were registered in this area. The list of these species with their localities and brief description of their inhabitants is given. Landscape and vegetation peculiarities are described. The data were obtained during field works of botanical laboratory of St. Petersburg Palace for youth creativity under leadership of I. V. Tcherepanov and E. Y. Yeremeyeva.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/.9(571.6)

© А. А. Красников,[1] Е. Б. Поспелова[2]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *TARAXACUM* С ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

A. A. KRASNIKOV, E. B. POSPELOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF *TARAXACUM* FROM TAIMYR PENINSULA

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск, Государственный биосферный заповедник «Таймырский»
[2] Москва

Приведены числа хромосом (2n) для 4 видов рода *Taraxacum*. Для *T. taimyrense* число хромосом (2n = = 32) определено впервые.

Ключевые слова: *Taraxacum*, числа хромосом.

Изучены числа хромосом у 4 видов рода *Taraxacum* Wigg. Гербарные образцы изученных видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS). Все сборы проведены на территории Государственного биосферного заповедника «Таймырский» Е. Б. Поспеловой и определены Н. Н. Цвелёвым и авторами статьи. Звездочкой отмечен вид, у которого число хромосом определено впервые.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst., **2n = 40**. Красноярский край, Таймырский АО. Р. Бикада близ восточного побережья оз. Таймыр. 74° 50′ с. ш., 106° 20′ в. д., 1999, № 99-539.

T. lateritium Dahlst., **2n = 24.** Там же. Р. Бикада близ восточного побережья оз. Таймыр. 74° 50′ с. ш., 106° 20′ в. д., 1999, № 99-496, 99-499, 99-500, 99-503.

T. macilentum Dahlst., **2n = 32.** Там же. Бассейн р. Июньская (приток р. Нюнькаракутари), в 30 км к северу от стационара «Бикада». 74° 57′ с. ш., 105° 44′ в. д., № 99-535; Восточный Таймыр, среднее течение р. Нюнькаракутари при выходе из гор Бырранга, близ оз. Пойменное. 75° 22′ с. ш., 105° 22′ в. д., № 98-418, 98-423; Центральный Таймыр, северный берег оз. Таймыр в районе устья р. Оленьей. 74° 39′ с. ш., 102° 33′ в. д., № 00-439.

* *T. taimyrense* Tzvel., **2n = 32.** Там же. Восточный Таймыр, среднее течение р. Нюнькаракутари при выходе из гор Бырранга, близ оз. Пойменное. 75° 22′ с. ш., 105° 22′ в. д., № 98-416, 98-425, 98-434, 98-436. Р. Бикада близ восточного побережья оз. Таймыр. 74° 50′ с. ш., 106° 20′ в. д., № 99-516, 99-520, 99-521; Центральный Таймыр, северный берег оз. Таймыр в районе устья р. Оленьей. 74° 39′ с. ш., 102° 33′ в. д., № 00-426, 00-435.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 4 species of *Taraxacum*: *T. arcticum*, *T. lateritium*, *T. macilentum*, *T. taimyrense* are given. The chromosome number for the last species (2n = 32) is counted for the first time.

УДК 576.312.35

© А. В. Пименов, Т. С. Седельникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE* ИЗ ЗАПАДНОЙ И СРЕДНЕЙ СИБИРИ

A. V. PIMENOV, T. S. SEDELNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *PINACEAE* FROM WESTERN AND MIDDLE SIBERIA

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс: (3912)43-36-83
E-mail: Institute@forest.akadem.ru

Поступила 12.02.2002

Приведены числа хромосом представителей сем. *Pinaceae*: *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*

Ключевые слова: числа хромосом, *Pinaceae*.

Abies sibirica Ledeb., миксоплоиды (**2n = 24, 36**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 3 км южнее пос. 86-й квартал, суходол, 1999 г., Ефремов; анеуплоид (**2n = = 25,** единично), миксоплоиды (**2n = 24, 48**), (**2n = 24, 36, 48**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 7 км южнее пос. 86-й квартал, болотная согра, 1999 г., Ефремов.

Pinus sylvestris L., **2n = 24,** подвой: Красноярский край, Емельяновский лесхоз, 38-й км Енисейского тракта, дендрарий стационара Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН «Погорельский бор», привой: Красноярский край, Кежемский лесхоз, 1998 г., Новикова; подвой: тот же, привой: Красноярский край, Усть-Ангарский лесхоз, 1998 г., Новикова; Красноярский край, Верхне-Манский лесхоз, окр. с. Верхнее Рыбное, 2001 г., Гродницкий; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота; там же, склон олиготрофного болота, 2000 г., Пименов; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 5 км западнее пос. 86-й квартал, рядовые культуры на суходоле, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *gibba* Christ., **2n = 24,** Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота, 2000 г., Пименов; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, рядовые культуры на осушенном евтрофном болоте, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *plana* Christ., **2n = 24,** Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, осушенное евтрофное болото, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *reflexa* Heer., **2n = 24,** миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, осушенное евтрофное болото, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *baliosperma* Kurdiani, **2n = 24,** Красноярский край, Енисейский лесхоз, 1996 г., Кузьмина; Красноярский край, Курагинский лесхоз, 1996 г., Кузьмина; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *melanosperma* Kurdiani, **2n = 24,** Красноярский край, Енисейский лесхоз, 1996 г., Кузьмина; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, осушенное евтрофное болото; там же, рядовые культуры, 2000 г., Пименов.

P. sylvestris f. *phaeosperma* Kurdiani, **2n = 24,** Красноярский край, Енисейский лесхоз, 1996 г., Кузьмина; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота, 2000 г., Пименов; Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, осушенное евтрофное болото, 2000 г., Пименов; миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км южнее пос. 86-й квартал, осушенное евтрофное болото, 2000 г., Пименов.

Larix sibirica Ledeb., **2n = 24,** миксоплоиды (**2n = 24, 36, 48**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 7 км южнее пос. 86-й квартал, болотная согра; там же, суходол, 2001 г., Ефремов.

Образцы сборов хранятся в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке INTAS (№ 99-01718 «CIRCA»).

SUMMARY

Chromosome numbers of three species of *Pinaceae*: *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. and six intraspecific forms of *Pinus sylvestris* are given.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© С. С. Иконников

НЕКОТОРЫЕ ИДЕИ С. И. КОРЖИНСКОГО И РАЗВИТИЕ ИХ В XX ВЕКЕ

S. S. IKONNIKOV. SOME IDEAS OF S. I. KORZHINSKY AND THEIR DEVELOPMENT IN 20th CENTURY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 06.02.2002

Рассмотрены основные идеи С. И. Коржинского: географо-морфологический метод в систематике растений, формирование ареала во флористике, учение о категории вида и его подразделений. Идеи С. И. о создании новой флоры Российской Империи нашли воплощение в XX в. в 30-томной «Флоре СССР». Он основал новое издание «Список растений Гербария Русской флоры», продолжающееся и теперь, опубликовал 1-ю карту «Растительность России», предложив выделение зон и областей. Развитие этой идеи позднее нашло продолжение в «Геоботанической карте СССР» и карте «Растительность СССР». Ботаники высоко оценили вклад С. И. Коржинского в науку, назвав в его честь 77 таксонов растений.
Ключевые слова: история ботаники, С. И. Коржинский.

Сергей Иванович Коржинский скончался 18 ноября (1 декабря) 1900 г. в С.-Петербурге, в возрасте 39 лет. Скоропостижная смерть известного ученого и путешественника, профессора, доктора ботаники и академика потрясла ученый мир. В России и за рубежом было опубликовано 15 некрологов (Бердышев, Сипливинский, 1961), в которых отмечались большие заслуги С. И. в науке и выражалась глубокая скорбь по поводу его безвременной кончины.[1]



Так, А. П. Фаминцын, один из видных ботаников, писал в некрологе о С. И.: «...в лице С. И. Коржинского Академия потеряла одного из талантливейших русских людей, которому предстояло играть видную роль в развитии естествознания» (1901 : IV).

Благодарные ботаники хранят память о Сергее Ивановиче. Так, к настоящему времени опубликовано 77 таксонов растений, названных в его честь. Полный список приводится в конце данной публикации.

С. И. оставил глубокий след в отечественной ботанике; его труды известны ботаникам мира. Он, одновременно с Р. Веттштейном, является одним из основоположников географо-морфологического метода в систематике растений. Впоследствии этот метод был принят и развит отечественными ботаниками: В. Л. Комаровым, М. Г. Поповым, А. И. Поярковой, С. В. Юзепчуком, Р. В. Камелиным, Н. Н. Цвелё-

[1] Имеются и другие хорошие сводки по биографии и обширная библиография С. И. Коржинского (Липский, 1913—1915; Бородин, 1915; Липшиц, 1952).

вым и др. Все 30 томов «Флоры СССР» (1933—1964) пронизаны этим методом, предложенным С. И. Коржинским к широкому использованию.

Наибольший вклад С. И. внес в систематику и флористику. Он является одним из крупнейших полевых исследователей флоры Сибири (1892—1895 гг.), Амурской области (1891 г.), Южного Урала и Зауральских степей (1894 г.), Закаспия и Туркестана (1895—1897 гг.). Особенно ярко выступил С. И. как флорист в своей книге «Флора Востока Европейской России» (1893), в основу которой положены его многочисленные гербарные сборы за 1881—1887 гг. из 7 губерний: Казанской, Вятской, Пермской, Уфимской, Оренбургской, Симбирской и Самарской. В этой работе отразился исторический подход С. И. к анализу флоры: «Флора каждой страны есть нечто живое, нечто находящееся в вечном движении, подверженное непрерывным, постоянным превращениям, имеющее свою историю, свое прошедшее и будущее» (Коржинский, 1893 : 2).

Категорией, выражающей формирование ареала и морфологических признаков, Коржинский считает расу: «Все формы, которые при обладании известными морфологическими отличиями представляют особый ареал распространения, я считаю за отдельные самостоятельные расы» (Коржинский, 1893 : 23). По степени внешней и внутренней индивидуальности С. И. предлагает выделять расы 2 категорий: 1) виды-расы полностью сформировавшиеся, с вымершими промежуточными формами, и обычно не скрещивающиеся между собой; 2) подвиды-расы не вполне сформировавшиеся, которые имеют многочисленные переходные формы и дают плодовитое потомство от скрещивания между собой. Кроме того, он выделяет еще безареальные категории: 1) вариации или уклонение, свойственное всем существам, изменчивость которых не зависит от воздействия внешней среды; 2) модификации или уклонения, происходящие под прямым воздействием внешней среды.

Представления Коржинского о виде получили в дальнейшем развитие в работах В. Л. Комарова, Н. И. Вавилова, С. В. Юзепчука, А. И. Толмачева и др. Так, Н. И. Вавилов (1930) ввел в понятии о виде его физиологические признаки, но отмечал, что морфолого-физиологическая система связана в своем генезисе с определенной средой и ареалом, т. е. развил морфолого-географическое учение С. И. Коржинского о виде. В другой своей работе (Вавилов, 1926) он акцентировал внимание на очагах происхождения культурных растений и тем самым принял идею Коржинского о роли истории видов на примере культурных растений. В. Л. Комаров (1944) очень высоко оценил «Флору Востока...» за введение в обиход систематиков географо-морфологического метода. Он писал: «Работа С. И. Коржинского дала в свое время большой толчок нашим ботаникам, заставив их думать над каждым изучаемым ими растением, какие признаки имеют значение постоянных, какие — временных, а через это подойти ближе к историческому взгляду на природу» (Комаров, 1944 : 126). С. В. Юзепчук (1958) отмечал, что характерной особенностью комаровской концепции вида, которая была положена в основу многотомной «Флоры СССР», является признание расы в смысле С. И. Коржинского.

А. И. Толмачев (1958) развил идею С. И. об историчности ареалов растений, о дифференциации вида на расы.

В Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН хранятся многие гербарные образцы С. И. Коржинского из различных районов Российской Империи в количестве 25 тыс. (более 3000 видов) сосудистых и 10 тыс. споровых растений (Бердышев, Сипливинский, 1961). С. И. был неутомимым исследователем-путешественником и одним из первых посетил (и собрал обильный гербарий) ряд труднодоступных районов. Он, например, одним из первых (через несколько лет после А. Э. Регеля) в 1895—1897 гг. обследовал флору Памира и Бадахшана.

Следует заметить, что по обильным материалам С. И. Коржинского впоследствии, при написании «Флоры СССР», были выделены многие новые виды, и ряд из них был назван в его честь.

С. И. мечтал написать новую флору России (после «Flora Rossica», Ledebour, 1841—1853) и для нее собрал массу растений в Сибири, на Урале и в Туркестане,

но многие из этих материалов оказались не обработанными из-за его ранней смерти. Он считал, что громадную территорию Российской Империи при написании флоры целесообразно подразделить на 4 части: Европейскую Россию, Сибирь, Туркестан и Кавказ с Крымом. Эта его идея была осуществлена в XX в. К настоящему времени вышли: «Флора Сибири» (Т. 1—14, 1988—1999 гг.), «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Т. 1—8, 1985—1996 гг.), «Определитель растений Средней Азии» (Т. 1—10, 1966—1993 гг.), почти вся «Флора европейской части СССР» (Т. 1—10, 1974—2001 гг.), большая часть «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма (Т. 1—4, 1928—1934 гг.; 2-е изд. Т. 1—7, 1939—1967 гг.).

В 1898 г. С. И. Коржинский организовал новое издание — «Список растений Гербария Русской флоры», предназначавшийся для обмена эксикатными образцами с гербариями мира. Это издание продолжается и в настоящее время под названием «Список Гербария флоры России и сопредельных территорий» (Вып. 28, 1992).[2] При его жизни вышло 2 выпуска, в которых опубликованы данные о 660 видах, в том числе 16 видов опубликованы самим Коржинским.

С. И. входил в редколлегию «Энциклопедического словаря» Брокгауза и Ефрона по разделу «Ботаника», где за его подписью опубликованы 35 статей (Сипливинский, 1974). Печатное наследие С. И. Коржинского огромно — более 120 книг и статей (Бердышев, Сипливинский, 1961; Сипливинский, 1974).

В своей классической геоботанической работе «Северная граница черноземно-степной области Восточной полосы европейской части России» (1888, 1891) С. И. заложил основы фитоценологии. Он вместе с А. А. Гордягиным являлся основателем Казанской школы ботанико-географов. В издании «Энциклопедический словарь» Брокгауза и Ефрона (Коржинский, 1899 : 42—49) в статье «Россия. Растительность» опубликована 1-я карта растительности России, вариант которой до того был продемонстрирован на заседании С.-Петербургского общества естествоиспытателей (Коржинский, 1898). На этой карте в масштабе 1 : 23 000 000 впервые показаны ботанические области Российской Империи. Выделены 2 зоны: 1) зона северных флор, или арктобореальная (с областями: арктоальпийской, северных лесов, степей луговых и типичных); 2) зона южных флор, или субтропическая (с областями пустынь, горных степей, реликтовых лесов Кавказа и третичных лесов Дальнего Востока). Зоны и области выделены по господствующим формациям. На этой карте впервые получила отражение зональность растительного покрова России.

Дальнейшее развитие этих идей можно видеть на «Карте растительности Союза Советских Социалистических Республик» (масштаб 1 : 5 000 000; отв. ред. Е. М. Лавренко (1939)), «Геоботанической карте СССР» (масштаб 1 : 2 500 000; под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы (1954)), а также на карте «Растительность СССР» (для высших учебных учреждений; масштаб 1 : 4 000 000; составители А. В. Белов, И. И. Букс и др.). На них дано более дробное выделение геоботанических областей, провинций, районов с сохранением зональных особенностей. На карте «Растительность Казахстана и Средней Азии» (масштаб 1 : 2 500 000, глав. ред. Е. И. Рачковская (1995)) показаны не только ботанико-географические, но и экологические подразделения растительного покрова. Кроме того, на этой карте удалось отразить поясность растительности в горах.

В XX в. фитоценологические идеи С. И. Коржинского получили особенно широкое развитие в работах В. Н. Сукачева и П. Н. Овчинникова, в которых четко показаны особенности жизни растительных сообществ, их структура, связь с компонентами среды обитания и системы классификаций различных типов растительности.

Значение работ и идеи С. И. нашли отражение в нескольких статьях, посвященных 100-летию со дня его рождения (Воронов, 1961; Горчаковский, 1962; Иоганзен, 1962). Так, П. Л. Горчаковский писал: «Поставленные Коржинским фитогеографические

---

[2] Всего выпущено 28 выпусков, из них Вып. 7—27 печатались под названием «Список растений Гербария флоры СССР».

проблемы сохранили актуальность до наших дней. Многие выдвинутые им положения, касающиеся генезиса флоры и динамики растительности, выдержали проверку временем, нашли подтверждение и дальнейшее развитие в трудах последующих поколений ботаников. Классические работы С. И. Коржинского, содержащие много интересных мыслей и обобщений, послужили и долго еще будут служить стимулом для дальнейших творческих исканий» (Горчаковский, 1962 : 889). Совсем недавно Р. В. Камелин (2000), характеризуя развитие систематики сосудистых растений в России, отмечая выдающиеся заслуги С. И. Коржинского, отнес его к великим систематикам России.

В библиотеке БИН в память о 100-летии со дня кончины С. И. Коржинского была организована большая выставка его трудов, фотопортретов разных лет и обширной мемуарной литературы, за что российские ботаники весьма благодарны сотрудникам библиотеки.

Вероятно, Русскому ботаническому обществу (РБО) следует организовать уход за могилой С. И. Коржинского на Никольском кладбище Александро-Невской лавры, вблизи Никольской церкви (за прудом, 7-я дорожка).

Перечень таксонов,[3] которые названы в память С. И. Коржинского

Poaceae: *Aeluropus korshinskyi* Tzvel., 1966, Новости сист. высш. раст.; *Calamagrostis korshinskyi* Litw., 1921, Бот. мат. герб. Главн. бот. сада, Петроград 2 : 163; *Hordeum korshinskianum* R. Regel., 1915, Тр. Бюро прикл. бот. 8 : 516, in obs.; *Puccinellia korshinskyana* V. Krecz., 1934, Фл. СССР, 2 : 489, in syn.; *Stipa korshinskyi* Roshev., 1916, in B. Fedtsch., Фл. Азиат. Росс. 12 : 163.

Cyperaceae: *Carex korshinskyi* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 : 394; *Cyperus korshinskyi* Meinsh., 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 18 : 235; *Eleocharis korshinskyana* Zinserl., 1929, Тр. Главн. бот. сада (Ленинград), 40 : 280, descr. ross.; id. 1935, Фл. СССР, 3 : 588, desc. lat.; *Pycreus korshinskyi* (Meinsh.) V. Krecz., 1937, Бот. матер. (Ленинград), 7 : 27.

Liliaceae: *Eremurus korshinskyi* O. Fedtsch., 1904, Bull. Herb. Boiss. Ser. 2, 4 : 771; *Gagea korshinskyi* Grossh., 1935, Фл. СССР, 4 : 735, 77; *Tulipa korshinskyi* Vved., 1935, Бюл. Среднеаз. ун-та, 2 : 149.

Salicaceae: *Salix korshinskyi* Goerz, 1936, Тр. Тадж. АН, 2 : 178; Назаров, 1936. Фл. СССР, 5 : 176.

Betulaceae: *Betula korshinskyi* Litw., 1910, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 7 : 76.

Polygonaceae: *Persicaria korshinskiana* (Nakai) Nakai, 1952. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 31 : 33; *Polygonum korshinskianum* Nakai, 1911, Journ. Coll. Sc. Tokyo, 31 : 169; *Rheum korshinskyi* Titov ex Losinsk., 1936. Фл. СССР, 5 : 491, descr. ross.; id. 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, 3 : 98, descr. lat.; *Truellum korshinskianum* (Nakai) Sojak, 1974, Preslia, 46, 2 : 146.

Chenopodiaceae: *Blitum korshinskyi* Litw, 1910, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 7 : 76; *Chenopodium korshinskyi* Litw., 1910, цит. соч. 7 : 77; *Climacoptera korshinskyi* (Drob.) Botsch., 1956; Сборник работ, посвящ. Сукачеву : 112; *Cornulaca korshinskyi* Litw., 1901, Sched. Herb. Ross., 3 : 78; *Petrosimonia korshinskyana* Litw., 1910, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 7 : 79; *Salsola korshinskyi* Drob. Тр. Бот. муз. Акад. наук, 16 : 142.

Caryophyllaceae: *Acanthophyllum korshinskyi* Schischk., 1932, Тр. Бот. муз. Акад. наук СССР, 24 : 39; *Silene korshinskyi* Schischk., 1036, Фл. СССР, 6 : 889, 673.

Ranunculaceae: *Aconitum korshinskyi* Tzvel., 1996, Бот. журн., 81, 12 : 113; *Anemonoides × korshinskyi* Saksonov et Rakov, 1992, Бот. журн., 77, 1 : 114; *Delphinium korshinskyanum* Nevski, 1937, Фл. СССР, 7 : 724, 153.

Brassicaceae: *Arabidopsis korshinskyi* Botsch., 1965, Нов. сист. высш. раст. (1965) : 272; *Draba alpina* var. *korshinskyi* O. Fedtsch., 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21 : 266; *D. korshinskyi* (O. Fedtsch.) Pohle, 1915, Тр. Петерб. бот. сада, 31 : 484.

Saxifragaceae: *Saxifraga korshinskyi* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 436.

Rosaceae: *Amygdalus korshinskyi* (Hand.-Mazz.) Bornm., 1914, Beih. Bot. Centrbl., 31, 2 : 212; *Prunus korshinskyi* Hand.-Mazz., 1913, Ann. Nat. Hofmus. Wien, 27 : 71; *Pyrus bucharica* subsp. *korshinskyi* (Litw.) Zapr., 1964, Дикораст. плод. Таджик. : 323; *P. korshinskyi* Litw., 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 17. *Rosa korshinskyana* Bouleng., 1935, Bull. Jard. Bot. Brux., 13 : 170, in clavi : 213.

Fabaceae: *Caragana korshinskyi* Kom., 1902, Тр. Петерб. бот. сада, 29 : 351; *Cicer korshinskyi* Lincz., 1949, Бот. матер. (Ленинград), 11 : 110; *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig., 1930, Бюл. Глав. бот. сада СССР, 29 : 94; *Hedysarum korshinskianum* B. Fedtsch., 1889, Bull. Herb. Boiss. Ser. 2, 7 : 257; *Medicago korshinskyi* (Grossh.) R. Kam. et Gubanov, 1992, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., 97, 5 : 63; *Melilotoides korshinskyi* (Grossh.) Czerep., 1995, Vasc. Pl. Russ. Adj. States (Former USSR) : 251; *Melissitus korshinskyi* (Grossh.) Latschashvili, 1976 : Зам. по сист. геогр. раст. (Тбилиси), 32 : 20; *Onobrychis korshinskyi* Vass., 1937, Fl. Tadzik., 5 : 686; *Trigonella korshinskyi* Grossh., 1941, Фл. СССР, 11 : 127.

Euphorbiaceae: *Euphorbia korshinskyi* Geltm., 1996; Фл. Вост. Евр., 9 : 281.

---

[3] Семейства расположены по системе Энглера, а роды и виды — в алфавитном порядке.

Onagraceae: *Epilobium korshinskyi* Morozova, 1968, Новости сист. высш. раст. (1968) : 164.

Trapaceae: *Trapa korshinskyi* V. Vassil., 1949, Фл. СССР, 15 : 694, 648.

Apiaceae: *Bunium korshinskyi* H. Wolff, 1927, in Engler, Pflanzenreich (*Umbellif. — Apioid. — Ammin.*), IV, 278 : 208; *Bunium korshinskyi* B. Fedtsch., 1915, Раст. Туркестана : 612; *Carum korshinskyi* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23 : 128; *Ferula korshinskyi* Korov., 1947, Monogr. gen. *Ferula* : 168; *Korshinskia* Lipsky, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 18 : 59; *K. assiriaca* (Freyn et Bornm.) Pimenov et Kljuykov, 1995, Edinb. Journ. Bot., 52, 3 : 339; *K. bupleuroides* Korov., 1924, Бот. матер. (Ленинград), 5 : 83; *K. kopetdagensis* (Korov.) Pimenov et Kljuykov, 1981, in Череп., Сосудистые раст. СССР : 23; *K. olgae* Lipsky, 1900, Тр. Петерб. бот. сада, 18 : 59; *K. rapifera* (Gilli) Podlech et Reching. fil., 1987, Fl. Iran., 162 : 261; *Pimpinella korshinskyi* Schischk., 1950, Бот. матер. (Ленинград), 13 : 160, *Scaligeria korshinskyi* (Lipsky) Korov., 1950, Фл. СССР, 16 : 216; *Seseli korshinskyi* (Schischk.) Pimenov, 1977, Бюл. Моск. общ. испыт. прир., Биология, 82, 3 : 141.

Boraginaceae: *Cyphomattia korshinskyi* Lipsky, 1910, Тр. Петерб. бот. сада, 26 : 511; *Lappula korshinskyi* M. Pop., 1951, Бот. матер. (Ленинград), 14 : 323; *Lepechiniella korshinskyi* M. Pop., 1953, Фл. СССР, 19 : 715; *Rindera korshinskyi* (Lipsky) Brand, 1921, Pflanzenreich 74 (IV 252) : 74; *R. korshinskyi* O. et B. Fedtsch., 1913, Consp. Fl. Turk., 5 : 70.

Lamiaceae: *Kudrjaschevia korshinskyi* (Lipsky) Pojark. 1953, Бот. матер. (Ленинград), 15 : 276; *Nepeta korshinskyi* Lipsky, 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23 : 222.

Orobanchaceae: *Orobanche korshinskyi* Novopokr. 1950, Бот. матер. (Ленинград), 13 : 311.

Asteraceae: *Artemisia korshinskyi* Krasch. ex Poljak., 1954, Бот. матер. (Ленинград), 16 : 414; *Aster korshinskyi* Tamamsch., 1959, Фл. СССР, 25 : 578; *Centaurea korshinskyi* Iljin, 1932, 3—4, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР (1931), 30 : 354; *Cousinia korshinskyi* C. Winkl., 1898, Тр. Петерб. бот. сада, 14 : 236; *Scorzonera korshinskyi* Lipsch., 1932, Сист. зам. азиат. *Scorzonera*: 18; *Senecio korshinskyi* Krasch., 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, 3 : 352; *Seriphidium korshinskyi* (Krasch. ex Poljak.) Y. R. Ling, 1991, Bull. Bot. Res. North-East Forest Inst., 11, 4 : 28.

Благодарности

Автор искренне благодарит Н. Н. Арнаутова за большую помощь в подготовке рукописи статьи к печати и А. Н. Сенникова за помощь в составлении перечня таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бердышев Г. Д., Сипливинский В. Н. Первый сибирский профессор ботаники Коржинский (к 100-летию со дня рождения). Новосибирск, 1961. 88 с.

Бородин И. П. Коржинский Сергей Иванович // Матер. для биографического словаря действительных членов АН. Петроград, 1915. Ч. 1. С. 342—345.

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Тр. прикл. ботаники, генетики и селекции. 1926. Т. 16. № 2. С. 248.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система (докл. V Международному ботаническому конгрессу в Кембридже, август 1930) // Тр. прикл. ботаники, генетики и селекции. 1930. Т. 26. № 3. С. 109—134.

Воронов А. Г. С. И. Коржинский (к 100-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. 1961. Т. 66. Отд. биол. Вып. 5. С. 142—146.

Горчаковский П. Л. С. И. Коржинский (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 6. С. 886—889.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1928—1934. Т. 1—4; 2-е изд. Баку, 1939—1967. Т. 1—7.

Иоганзен Б. Г. К столетию со дня рождения Сергея Ивановича Коржинского. С. И. Коржинский в Томске // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 6. С. 870—885.

Камелин Р. В. Систематика сосудистых растений в России (вехи истории) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 2—18.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1944. 250 с.

Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Ч. 1, 2 // Тр. общ-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. 1888. Т. 18. № 5. С. 1—253; Там же. 1891. Т. 22. № 6. С. 1—201.

Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях. 1 // Изв. Томск. ун-та. 1893. Вып. 5. С. 71—299.

Коржинский С. И. Демонстрация карты ботанико-географических областей Востока Европейской России // Тр. СПб. общ-ва естествоиспыт. 1898. Т. 39. № 1. С. 123—124.

Коржинский С. И. Россия. Растительность // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. СПб., 1899. Т. 27. С. 42—49.

Липский В. И. Коржинский Сергей Иванович // Импер. С.-Петерб. Бот. сад за 200 лет его существования (1713—1913). Петроград, 1913—1915. Ч. III. С. 316—323.

Липшиц С. Ю. Коржинский Сергей Иванович // Русские ботаники. М., 1952. Т. 4. С. 343—349.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1966—1993. Т. 1—10.

Сипливинский В. Н. К библиографии работ С. И. Коржинского // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 5. С. 761—762.
Сосудистые растения советского Дальнего Востока: Владивосток, 1985—1996. Т. 1—14.
Толмачев А. И. Ареал вида и его развитие // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Т. 1. С. 203—316.
Фаминцын А. П. Сергей Иванович Коржинский (некролог) // Тр. Бот. музея Имп. Акад. Наук. 1902. Вып. 1. С. 1—11.
Флора европейской части СССР. Л., 1974—1989. Т. 1—6, 8 (как «Флора Восточной Европы»). СПб., 1994—2001. Т. 7, 9, 10.
Флора Сибири. Новосибирск, 1992—1999. Т. 1—14.
Флора СССР. Л., 1933—1964. Т. 1—30.
Юзепчук С. В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР» // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Т. 1. С. 130—204.
Ledebour C. Flora Rossica. Petropoli, 1841—1853.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582.29(470)

© М. П. Андреев, И. И. Макарова, Н. В. Малышева, А. Н. Титов

НИНА СЕРГЕЕВНА ГОЛУБКОВА
(к 70-летию со дня рождения)

M. P. ANDREEV, I. I. MAKAROVA, N. V. MALYSHEVA, A. N. TITOV.
NINA SERGEYEVNA GOLUBKOVA (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

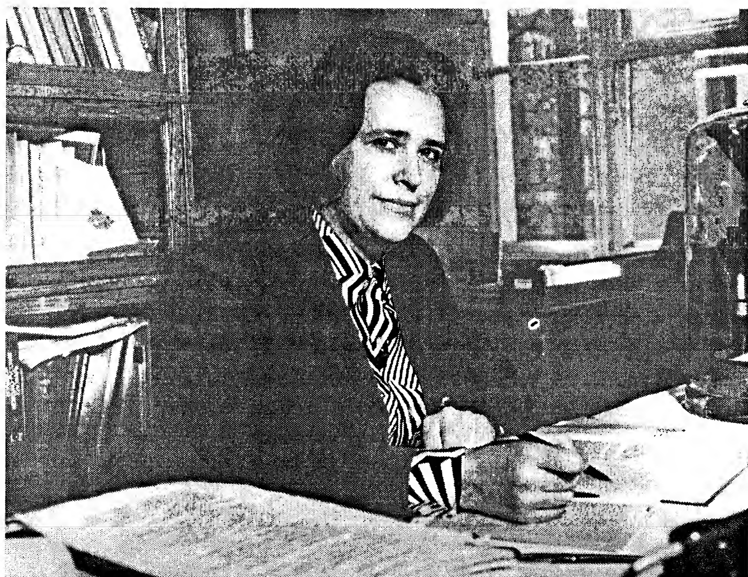
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.04.2002

Имя Нины Сергеевны Голубковой — выдающегося лихенолога, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ, лауреата медали им. Ахариуса широко известно в нашей стране и за рубежом (Томилин, 1992; Kotlow, 2001). Она родилась 28 января 1932 г. в Ленинграде. В 1955 г. Нина Сергеевна закончила кафедру низших растений Ленинградского университета (ЛГУ), а в 1958 г. — аспирантуру в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова (БИН). С этого времени вся ее деятельность неразрывно связана с этим крупнейшим ботаническим учреждением, где она прошла путь от младшего научного сотрудника до заведующей Лабораторией лихенологии и бриологии.

Н. С. часто вспоминает своих учителей, и эту преемственность старается передать своим многочисленным ученикам. В университете ее учителями были А. Л. Тахтаджян, Н. А. Наумов, Е. Ф. Флоровская, лекции читали И. Х. Блюменталь, В. С. Порецкая, В. К. Василевская. Большое влияние на становление Н. С. как специалиста оказали такие ученые, как В. П. Савич, К. А. Рассадина и А. Н. Окснер.



Руководителем ее научной работы был В. П. Савич, который предложил своей ученице нелегкую тему по изучению лишайников Центральной России. Несмотря на сложность работы, Н. С. блестяще справилась с этой задачей и в 1962 г. защитила кандидатскую диссертацию «Флора лишайников Московской области». Позже, в 1983 г., Н. С. прекрасно защитила докторскую диссертацию «Флорогенетический анализ лишайников Монголии».



В поисках лишайников Н. С. неутомима, ее не останавливают самые сложные условия. Это экспедиции по Монголии (1970, 1971, 1973, 1974), работа на Памире (1964—1966), сборы лишайников на Дальнем Востоке (Лазовский заповедник, 1997; Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, 1990), в Китае (1994). Множество впервые собранных ею лишайников было описано как новые таксоны: *Acarospora flava* Golubk., *A. frigidodeserticola* Golubk., *Gonohymenia reophila* Golubk., *Sporastatia subasiatica* Golubk., *Toninia gobica* Golubk. и др.

Круг научных интересов Н. С. широк — это флора, систематика, география и эволюция лишайников, курирование гербария лишайников. Именно способность сконцентрировать усилия на определенных направлениях исследовательской деятельности позволила ей завершить многие научные начинания. В первую очередь необходимо отметить ее труды монографического характера: «Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики» (1981), «Анализ флоры лишайников Монголии» (1983), «Лишайники семейства *Acarosporaceae*» (1988). Широко известны определители, созданные Н. С. и как автором, и как научным редактором. Это «Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР» (Голубкова, 1966), обработка таких крупных и сложных систематических групп, как сем. *Acarosporaceae*, *Umbilicariaceae*, рода *Usnea*, *Bryoria*, *Bacidia*, *Bacidina* и др. в серийном издании «Определителя лишайников СССР», а затем «Определителя лишайников России». Ею разработаны сложные теоретические вопросы лихенологии, касающиеся жизненных форм (1983, 1989), и вопросы лишайникового симбиоза (1974, 1988).

Н. С., несомненно, является одним из лучших знатоков лишайников России и сопредельных стран. Исключительно много Н. С. сделала для познания лишайников Центральной России, Памира и Монголии. Н. С. обработала значительную часть коллекций лишайников из Антарктиды. Гербарный материал памирских, монгольских, дальневосточных, среднероссийских образцов лишайников значительно пополнил гербарий БИН.

Нельзя не отметить потрясающую работоспособность Н. С. Она является автором более 110 научных публикаций. Велик ее вклад в создание многих ботанических сводок. Так, в течение многих лет она ведет подготовку и выпуск сборника «Новости систематики низших растений», выполняя работы от научного редактирования до составления указателей. Сейчас она активно работает как главный редактор определителей. Н. С. Голубкова является одним из систематиков, орга-

низовавших издание «Определителя лишайников СССР», а затем «Определителя лишайников России».

Есть еще одна сторона научной деятельности Н. С., которую хорошо знают работающие с ней или консультировавшиеся у нее ботаники. Если человек проявил сколько-нибудь заметный интерес к систематической работе, то времени на помощь Н. С. не жалеет, оставляя даже личную текущую работу. В Лаборатории лихенологии БИН при Н. С. сложился хороший коллектив. Сотрудники, и прежде всего сама Н. С., всегда в курсе дел большинства отечественных ботаников-лихенологов и в меру сил помогают им в работе. Н. С. была руководителем и консультантом у десятков аспирантов, соискателей и докторантов. Она приобщила к текущей работе систематика и флориста многочисленных студентов, аспирантов, соискателей из разных регионов нашей страны и зарубежья. Н. С. — прекрасный педагог, учитель, умеющий и любящий передавать свои знания другим. Под руководством проф. Голубковой защищены 23 кандидатские и 1 докторская диссертации. Практически каждому начинавшему работать в лихенологическом гербарии БИН Н. С. помогла теми или иными советами и консультациями.

Широко известна общественная деятельность Н. С. В течение 15 лет она являлась ученым секретарем Всесоюзного, а затем Русского ботанического общества, в настоящее время она является вице-президентом общества.

В честь Н. С. Голубковой названы новые таксоны *Chaenothecopsis golubkovae* Tibell et Titov и *Catillaria golubkovae* Kotlov.

Для тех, чья жизнь и научная работа проходят рядом с Н. С., она прежде всего — мудрый учитель и добрый старший товарищ, жизнь и труды которого являются образцом служения науке.

Любовь к биологии Нина Сергеевна привила своему сыну-зоологу и внуку, студенту биофака СПбГУ.

Сердечно поздравляя Нину Сергеевну с юбилеем, все ее ученики и коллеги желают ей хорошего здоровья, бодрого настроения и новых творческих успехов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. С. ГОЛУБКОВОЙ

(Список работ, опубликованных до 1991 г., помещен в статье Б. А. Томилина, 1992)

1992. Новые номенклатурные комбинации в роде *Usnea* // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 28. С. 94—95.

Pacific lichens in the flora of Mongolia // Second Intern. Lichenological Symp. IAL 2. Abstr. Lund. P. 93. (Англ.).

1993. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 29. С. 84—104.

Рід 145. Уснея — *Ucnea* Wigg. em. Ach. // Флора лишайників України. Київ: Наукова Думка. Т. 2. Вип. 2. С. 318—357. (Совместно с А. М. Окснером).

1994. О I Делегатском съезде Российского ботанического общества // Бот. журн. Т. 79. № 2. С. 1—3.

Океанические виды рода *Usnea* во флоре Дальнего Востока (Россия) // Бот. журн. Т. 79. № 3. С. 64—69.

Gypsoplaca macrophylla во флоре Средней Азии и Монголии // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 63—65.

1995. Материалы к изучению лихенофлоры Нижне-Свирского заповедника // Нов. сист. низш. раст. Т. 30. С. 49—52. (Совместно с С. И. Соколовой, А. Н. Титовым).

1996. Таблица для определения родов семейств *Alectoriaceae* и *Parmeliaceae* // Определитель лишайников России. СПб.: Наука. Вып. 6. С. 7—15.

Род *Bryoria* Brodo et D. Hawksw. — Бриория // Там же. С. 18—32.

Родовой и видовой состав сем. *Parmeliaceae* во флоре России // Там же. С. 34—39. (Совместно с М. Д. Абрамовой).

Род *Evernia* Ach. — Еверния // Там же. С. 49—56.

Род *Everniastrum* Hale ex Sipman — Еверниаструм // Там же. С. 57—58.

Род *Neuropogon* (Nees et Flot.) Nyl. — Неуропогон // Там же. С. 59—60.

Род *Usnea* Dill. ex Adans — Уснея // Там же. С. 62—107.

Usnea aciculifera Vain. и *U. bismolliuscula* — редкие виды во флоре России // Нов. сис. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 31. С. 101—105. (Совместно с С. И. Чабаненко).

The genus *Usnea* in flora of Russian Far East // Progres and problems in lichenology in the nineties. IAL 3. Abstr. Salzburg. P. 104.

Мхи, водоросли, лишайники Нижне-Свирского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., Вып. 62. 34 с. (Совместно с Л. А. Волковой, Е. О. Кузьминой, М. С. Боч, А. Ф. Лукницкой, О. Я. Чаплыгиной, Р. Н. Беляковой, А. Н. Титовым).

1997. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 100 с. (Совместно с М. А. Фадеевой, О. Витикайненом, Т. Ахти).

1998. К вопросу о состоянии изученности лихенофлоры Республики Карелия // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 32. С. 127—131. (Совместно с М. А. Фадеевой).

Семейство *Mycobilimbiaceae* во флоре России // Ботаника на рубеже XX—XXI вв. Т. 2. С. 62—63.

1999. Виды рода *Mycobilimbia* Rehm в лихенофлоре России // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 33. С. 107—114.

2000. Лихенологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН в XX столетии // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в БИН РАН. СПб. С. 20—32.

Виды рода *Usnea* Дальнего Востока и их хемотаксономическое изучение // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 34. С. 117—125. (Совместно с А. П. Равинской, И. А. Шапиро).

Symbiotic (lichenised) and free-living fungi on desert rocks: propagation strategies and similarity of vegetative life forms // Progress and problems in lichenology at the turn of the Millennium. Abstr. The Fourth IAL simp. Barcelona. P. 69. (Совместно с A. A. Gorbushina, M. Galun).

2001. Новый вид рода *Strangospora* (*Acarosporaceae*, *Lichenes*) из Западного Забайкалья // Бот. журн. Т. 86. С. 131—133. (Совместно с Т. В. Макрый).

Лишайники пустыни Гоби (Монголия) и их адаптивная стратегия // Нов. сист. низш. раст. СПб.: Наука. Т. 35. С. 129—140.

Участие Н. С. Голубковой в подготовке монографических сводок и сборников

«Новости систематики низших растений» (Ответственный редактор). 1992—2001. Т. 28—35.
«Определитель лишайников СССР» (Редактор тома). 1978. Вып. 56.
«Определитель лишайников России» (Редактор тома). 1996. Вып. 6; 1998. Вып. 7; 2002. Вып. 8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Томилин Б. А. Нина Сергеевна Голубкова (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 10. С. 91—97.

Kotlov Yu. V. Nina Sergeevna Golubkova // Intern. lichenological newsletter. 2001. Vol. 34. N 1. P. 3—4.

УДК 92(47 + 57) : 58 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 9

© Н. Н. Цвелёв, Ю. Р. Росков, А. Н. Сенников

СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ ИКОННИКОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

N. N. TZVELEV, Yu. R. ROSKOV, A. N. SENNIKOV. SERGEY SERGEYEVICH IKONNIKOV (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2002

6 мая 2001 г. исполнилось 70 лет со дня рождения известного российского ботаника, флориста и систематика Сергея Сергеевича Иконникова. С. С. родился в Москве в семье служащих. После окончания в 1950 г. средней школы поступил на географический факультет Московского государственного ун-та им. М. В. Ломоносова (МГУ). Занимаясь на кафедре фитоценологии у В. Н. Сукачева, он по рекомендации Н. Н. Кадена параллельно прошел полный курс ботаники на биофаке МГУ.

Еще школьником С. С. участвовал в Прикаспийской экспедиции НИИ географии при МГУ в районе Ергеней в Калмыкии. В 1951 г. после окончания первого курса он работал в экспедиции Музея землеведения МГУ на Западном Кавказе. В 1952 г. во время студенческой практики под руководством В. М. Покровской он посетил Южный Урал, где собрал большой гербарный материал. В 1953—1954 гг. С. С. проходил производственную практику в высокогорьях Памира под руководством выдающегося исследователя гор Средней Азии К. В. Станюковича. Памир навсегда очаровал молодого студента и не случайно стал в будущем основным объектом его исследований. Результатом памирской практики была дипломная работа «Растительность и флора массива Акташ на Памире».



В 1955 г. после окончания МГУ С. С. был направлен работать на Памирскую биологическую станцию АН Таджикской ССР, директором которой был К. В. Станюкович. На этой станции С. С. прошел путь от лаборанта до старшего научного сотрудника, ежегодно участвуя в научных экспедициях по Памиру и Бадахшану и собирая огромный гербарный материал. Стоит особо отметить участие С. С. в 1958 г. в комплексной экспедиции АН СССР под руководством Станюковича, основной целью которой была проверка сомнительных сведений о присутствии в горах Памира снежного человека. Эта экспедиция, в которой принимал участие и один из авторов настоящего очерка, позволила провести ботанические и зоологические исследования в целом ряде малоизученных районов Памира. С. С. работал в одной из двух партий экспедиции, задачей которой было обследование наиболее труднодоступных районов в окр. Сарезского оз., казавшихся вероятным убежищем снежного человека.

Собранные в экспедициях материалы вместе с гербарными коллекциями Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и других учреждений, почти ежегодно посещавшихся С. С., позволили ему завершить, а в 1960 г. и защитить кандидатскую диссертацию на тему «Состав и анализ флоры Памира». Эта диссертация стала основой опубликованной им сводки «Определитель растений Памира» (1963). В этой книге в полной мере проявилось отличное знание С. С. флоры Памира, включая биологические особенности высокогорных растений (например, приурочен-



ность их к определенным высотам). Во время последующих экспедиций С. С. собирались на Памире все новые и новые виды растений, и эти находки публиковались в виде многочисленных дополнений к «Определителю».

Во время работы на Памирской биостанции, по инициативе Станюковича, для выявления биологических особенностей памирских растений С. С. был заложен питомник дикорастущих растений, в который со временем вошло более 200 видов с разных высот Памира, Бадахшана и Алая. Итоги работы с этой живой коллекцией были им позднее опубликованы (Иконников, 1970). Одновременно С. С. участвовал в наблюдениях за прорастанием семян памирских растений, результаты которых также были опубликованы (Иконников, Носова, 1965, 1967).

В 1969 г. С. С. по конкурсу перешел на работу в БИН АН СССР, с которым он уже давно был тесно связан. В Лаборатории систематики и географии высших растений, руководимой Ан. А. Федоровым, он стал выполнять нелегкие обязанности секретаря редакции многотомного издания «Флора европейской части СССР».

Одновременно С. С. продолжал ежегодно участвовать в геоботанических экспедициях как по горным районам Средней Азии, так и по степным районам европейской части СССР, продолжая собирать большой гербарный материал. Более богатой по сравнению с Памиром флоре Бадахшана им был посвящен целый ряд работ, причем его особенно интересовали флористические различия между Бадахшаном и Памиром, а также установление более точных границ между этими обширными горными территориями Средней Азии. В 1979 г. была опубликована его вторая крупная монография «Определитель высших растений Бадахшана». Позднее он также опубликовал ряд дополнений к этому «Определителю».

Продолжая изучать флору Памира и Бадахшана, а также соседних горных районов Средней Азии, С. С. в 1991 г. представил докторскую диссертацию по совокупности работ на тему «Флора Бадахшана и Памира (состав, сравнительный анализ, ботанико-географическое районирование)», которую успешно защитил в 1992 г.

Имея большой опыт в изучении флоры и растительности высокогорий, С. С. с 1958 по 1987 г. принимал большое участие как в руководимых А. И. Толмачевым всесоюзных высокогорных совещаниях, так и в проводившихся после них ботанических экскурсиях. В 1975 г. он активно участвовал в работе Международного ботанического конгресса в Ленинграде, на котором им был прочитан доклад об особенностях флоры Памира и Бадахшана. Он был также одним из организаторов экскурсий и лично руководил экскурсией иностранных ученых из 13 стран в пустыню Кызылкум. За работу во время конгресса ему была присуждена именная медаль конгресса.

С. С. по собственным сборам описал много новых для науки видов из Средней Азии. Как систематик, он занимался преимущественно сем. *Caryophyllaceae*, по которому им опубликовано много работ. С. С. было установлено несколько новых родов этого семейства — *Fimbripetalum* (Turcz.) Ikonn., *Psammophiliella* Ikonn., *Pseudosaponaria* (F. Williams) Ikonn., а также принят ряд давно описанных, но забытых другими авторами родов. Роды *Gypsophila* L., *Eremogone* Fenzl и еще ряд родов обработаны С. С. для подготавливаемого к печати 11-го тома «Флоры Восточной Европы». Кроме того, он является автором еще многих семейств и родов в других томах этой «Флоры» (прежде «Флоры европейской части СССР»). С. С. всегда была дорога память об ушедших из жизни ботаниках; он (отчасти с соавторами) опубликовал 16 мемориальных статей.

Всего С. С. принадлежат более 100 научных работ и 2 монографии. Он участвовал также в составлении 5 ботанических карт, из которых одна была опубликована в «Атласе Таджикской ССР» (1968). Остальные 4 — «Карта растительности бассейна р. Памир — Пяндж» (1956), «Геоботаническая карта Шугнана» (1957), «Карта растительного покрова бассейна Сарезского озера», «Карта растительного покрова бассейна р. Джаушангоз» (1959), выполненные в масштабе 1 : 100 000, в то время были закрытыми. Гербарные коллекции С. С. хранятся главным образом в Гербариях БИН РАН (С.-Петербург) (LE), Ботанического ин-та АН Таджикистана (Душанбе), Памирского биологического ин-та АН Таджикистана (в г. Хорог и пос. Чечекты), а отчасти также в Гербарии географического факультета МГУ (Москва).

И в настоящее время С. С. активно работает, обрабатывая роды семейства гвоздичных для «Флоры Восточной Европы» и определяя свои обширные коллекции. Он часто выступает оппонентом кандидатских и докторских диссертаций по ботанике. Остается пожелать Сергею Сергеевичу отличного здоровья на многие годы и больших успехов во всех делах.

**Перечень экспедиций,
в которых принимал участие С. С. Иконников**

1949 — Калмыкия (Ергени).
1951 — Западный Кавказ (Кавказский гос. заповедник, хр. Мархотх, долина р. Келасури).
1952 — Южный Урал (окр. Белорецка и хр. Таганай).
1953 — Памир (массив Акташ).
1954 — Памир (оз. Булункуль, урочища Сюмэ и Шадпут).
1955 — Памир (окр. пос. Чечекты и уроч. Кара-Демир), Бадахшан (бас. р. Ванч).
1956 — Бадахшан (Вахан), Памир (реки Билянд-Киик, Каинды, Танымас, оз. Зоркуль).
1957 — Бадахшан (реки Тогуз-Булак и Гунт), Памир (перевал Кой-Тезек, оз. Рангкуль, окр. Кызыл-Рабата).
1958 — Киргизия (гора Сулейманка в окр. г. Ош), Памир (уроч. Мадъяны, оз. Каракуль, окр. Сарезского оз.).
1959 — Бадахшан (р. Дузах-Дара, уроч. Джаушангоз, оз. Турумтайкуль, окр. Андероба), Памир (р. Чечекты, оз. Рангкуль, р. Памир), Алай (Алайский и Заалайский хребты).
1960 — Памир (р. Чечекты, перевал Кызыл-Арт), Бадахшан (окр. Хорога), Алайская долина (урочища Сары-Таш и Бордабо, реки Нура и Кальта-Булак).
1961 — Памир (р. Чечекты и гора Мукор, уроч. Ниязек, р. Вост. Пшарт), Бадахшан (кишл. Штам и Мордж по р. Гунт, перевал Кой-Тезек), Алайская долина (кишл. Сарык-Могол, Дараут-Курган, Бордабо).
1962 — Памир (уроч. Кызыл-Рабат, озера Салангур и Каракуль, уроч. Джарты-Гумбез), Бадахшан (реки Бартанг, Язгулем и Ванч), Киргизия (реки Кашгарская Кызыл-Су и Нура, гора Сулейманка в окр. г. Ош).
1963 — Алай (Алайский хр.), Памир (р. Чечекты и ее притоки).

1964 — Киргизия (окр. г. Ош), Алайский хр. (Алайская долина), Бадахшан (реки Пяндж, Бартанг, Язгулем, Бижун-Дара, Гарм-Чашма), Памир (р. Беик и массив Акташ).
1965 — Киргизия (бас. р. Сары-Джас, берега оз. Иссык-Куль, долина Чичкан, Сусамырский, Таласский, Алайский, Киргизский и Ферганский хребты, Терскей-Алатоо, Кунгей-Алатоо), Узбекистан (Кураминский хр.), Казахстан (Каракалпакская степь), Бадахшан (долина р. Шах-Дара, ущелье Кок-Чашма), Памир (реки Ак-Байтал и Чечекты).
1966 — Памир (оз. Шоркуль, долина Хан-Джулы и Каракола, кишл. Шаймак), Алайский хр.
1967 — Бадахшан (реки Шах-Дара и Гунт), Алайская долина (Ачик-Таш и долина Саук-Дары).
1968 — Таджикистан (перевал Анзоб и ущ. Кондара на Гиссарском хр. р. Ягноб, перевалы Шахристан и Хобу-Рабат), Бадахшан (ущ. Висхарви на реке Пяндж, Язгулем), Памир (реки Зап. Пшарт и Чечекты).
1969 — Памир (р. Чечекты и гора Мукор, цирк Зор, уроч. Джарты-Гумбез), Бадахшан (реки Шах-Дара, Гунт, Памир, Пяндж, оз. Друмкуль, уроч. Джаушангоз), Алайская долина (уроч. Сарык-Могол и Дараут-Курган).
1970 — Казахстан (хребты Сюгаты, Кетмень-Тау, Джунгарский Алатау, Заилийский Алатау, Чу-Илийские горы, Уральская и Кзыл-Ординская области), Киргизия (Киргизский Алатау, Таласский Алатау, Сусамыр-Тау, Джумгол-Тау, Молдо-Тау, Сонкуль-Тау, Нарын-Тау, Байбиче-Тау, Джунгол-Тау, хребты Атбаши, Кокшал-Тау, Торугарт, Терскей-Алатау), Россия (Саратовская обл.).
1971 — Россия (Волгоградская, Воронежская, Белгородская и Саратовская области), Украина (Луганская и Донецкая области), Казахстан (Уральская, Акмолинская, Кзыл-Ординская, Актюбинская, Чимкентская и Джамбульская области), Киргизия (Киргизский Алатау, Таласский Алатау, хребты Сандалашский, Чаткальский и Алайский), Узбекистан (хребты Кураминский и Чаткальский).
1972 — Казахстан (Заилийский Алатау), Киргизия (хребты Кастельский, Киргизский Алатау, Таласский Алатау, Акшийряк, Нарын-Тау, Байбиче-Тау, Молдо-Тау, Байдуллы, Кунгей-Алатау, Ферганский, Чу-Илийские горы).
1973 — Россия (Башкирия, Губерлинские горы в Оренбургской обл.), Киргизия (хребты Ферганский, Алайский и Сусамырский, Таласский Алатау, Джумгол-Тау, Сонкуль-Тау, Джаман-Тау, хребты Байдуллы, Атбаши и Торугарт).
1974 — Туркмения (Копетдаг: окр. сел. Чули, гора Душак, окр. сел. Прохладное, Келята и Каракала, хр. Манжуклы, долины Айдере и Сумбар).
1975 — Узбекистан (Кызыл-Кумы).
1976 — Таджикистан (хребты Туркестанский, Каратегинский, Петра Первого, Дарвазский, Заалайский, Алайский, Зеравшанский и Гиссарский), Узбекистан (хр. Туркестанский).
1979 — Казахстан (горы Сюгаты, Кетмень-Тау, север Кунгей-Алатау), Киргизия (юг Кунгей-Алатау, Терскей-Алатау, хребты Инальчек, Сарыджас, Куйлю, Байдуллы, Ферганский, Алайский, Заалайский и Молдо-Тау).
1981 — Казахстан (Заилийский Алатау, север Кунгей-Алатау), Киргизия (юг Кунгей-Алатау, Сонкуль-Тау, Киргизский Алатау, Джумгол-Тау, Молдо-Тау, Таласский Алатау, хребты Сусамырский, Ферганский, Алайский и Заалайский).
1982 — Россия (Урал: Ильменский заповедник, гора Иремель).
1984 — Россия (Хибины и Большие Зеленцы на Кольском п-ове).
1985 — Россия (Камчатка: гора Плоская).

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ С. С. ИКОННИКОВА

1956. Растительность массива Ак-Таш на Памире // Докл. АН Тадж. ССР. Вып. 19. С. 21—26.

1957. К материалам по флоре северо-западного Китая // Докл. АН Тадж. ССР. Вып. 20. С. 55—57.

Растительный покров Белянд-Киика // Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР. Вып. 24. С. 57—72. (Совместно с К. В. Станюковичем).

Род *Polypogon* Desf. // Флора Таджикской ССР. Т. 1. С. 384—387. (Совместно с А. С. Королевой).

Род *Ptilagrostis* Griseb. // Флора Таджикской ССР. Т. 1. С. 431—433.

1959. Ботаническое обследование района Сарезского озера // Бот. журн. Т. 44. № 3. С. 400—402. (Совместно с Ю. Д. Гусевым).

1960. Новые данные о флоре Памира // Проблемы ботаники. Т. 5. С. 237—242.

Состав и анализ флоры Памира. Автореф. дис. канд. ... биол. наук. Л. 16 с.

1961. Состав и особенности флоры Памира // Изв. Отд. сельхоз. биол. наук. Вып. 1 (4). С. 43—53.

1962. О ботаническом районировании Памира // Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР. Вып. 1 (8). С. 41—45.

О закономерностях распределения растительности в бассейне р. Джаушангоз // Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР. Вып. 1 (8). С. 32—40. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

1963. Об одном приснежном роде флоры высокогорий // Бот. журн. Т. 48, № 1. С. 85—87.

Определитель растений Памира. Душанбе, 281 с.

Новые виды флоры Памира // Бот. матер. (Ленинград). Т. 22. С. 8—14.

Флористический очерк долины р. Каинды (бассейн р. Мук-Су) // Тр. Памирск. биол. ст. Т. 1. С. 135—150. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

1965. Вопросы истории флоры Памира в связи с биологией прорастания семян // 3-е совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. М.; Л. С. 33—34. (Совместно с Л. И. Носовой).

Очерк растительности района Сарезского озера // Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР. Вып. 2 (19). С. 27—40. (Совместно с Ю. Д. Гусевым).

Очерк флоры и растительности района озера Зоркуль // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Т. 1. С. 133—154. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

Список семян, предлагаемых в обмен Памирской биологической станцией Памирской базы АН Таджикской ССР. Вып. 1. Душанбе. 13 с.

1966. *Astragalus alitschuri* B. Fedtsch., *A. heterodontus* Boriss. // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 16. С. 95—96. (Совместно с Ю. Д. Гусевым).

1967. Вопросы истории флоры Памира в связи с биологией прорастания семян // Проблемы ботаники. Т. 9. С. 177—186. (Совместно с Л. И. Носовой).

1968. Карта «Леса и распространение редких древесных пород и кустарников» / Атлас Таджикской ССР. Душанбе, Москва С. 106—107. (Совместно с В. И. Запрягаевой).

Об особенностях роста и развития растений Памира при перенесении их в новые местообитания // Проблемы ботаники. Т. 10. С. 32—45. (Совместно с А. П. Стешенко).

1970. Дополнение к флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. (1969). Т. 6. С. 260—272.

Питомник флоры высокогорий на Памире // Природные условия и реконструкция растительности на Памире. Душанбе. С. 160—168.

Deschampsia pamirica Roshev., *Hordeum turkestanicum* Nevski, *Hedinia tibetica* Ostenf., *Saussurea glacialis* Herd., *Chorispora macropoda* Trautv., *Dracocephalum paulsenii* Briq., *Thymus diminutus* Klok. // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 18. С. 33, 35, 47, 58, 70, 78—79.

1971. Заметки по флоре Бадахшана // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 272—276.

Флористическое районирование Бадахшана // 5-е Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Баку. С. 31—33.

1972. Заметки об *Arenaria saxatilis* L. // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 155—156.

Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 1 // Нов. сист. высш. раст. (1973). Т. 10. С. 136—142.

Заметки по флоре Бадахшана и Памира // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 300—303.

О названии *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. // Бот. журн. Т. 57. № 11. С. 155—156.

1974. Высотное размещение флоры Бадахшана / Тез. докл. 6-го Всесоюз. совещания по флоре и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 209—210.

Заметка об американских видах рода *Eremogone* Fenzl (*Caryophyllaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. С. 174—176.

Заметки по флоре Бадахшана, 2 // Нов. сист. высш. раст. (1973). Т. 10. С. 331—332.

Заметки по флоре Бадахшана, 3 // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. С. 307—311.

Флора Памира и вопросы ее интродукции // Проблемы ботаники. Т. 12. С. 43—52.

1975. Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 12. С. 196—201.

Features of the Pamir and Badakhschan flora // Тез. докл. 12-го Международного ботанического конгресса. С. 114.

1976. Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 3 // Нов. сист. высш. раст. Т. 13. С. 113—120.

1977. Анализ флоры Памира и Бадахшана // 7-е Всесоюз. совещание по вопросам изучения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Новосибирск. С. 24—25.

Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 5 // Нов. сист. высш. раст. Т. 14. С. 74—79.

Заметки по флоре Бадахшана, 4 // Нов. сист. высш. раст. Т. 14. С. 231—232.

Сем. *Adoxaceae* Trautv., *Menyanthaceae* Dumort., *Verbenaceae* Jaume // Флора европейской части СССР. Л. Т. 3. С. 21—22, 86—88, 118—124.

1979. Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 6 // Нов. сист. высш. раст. (1978). Т. 15. С. 144—149.

Заметки по флоре Бадахшана, 5 // Нов. сист. высш. раст. (1978). Т. 15. С. 220—222.

Определитель высших растений Бадахшана. Л., 400 с.

Род *Rhinopetalum* Fisch. ex Alex., подсем. *Asphodeloideae* Koch, сем. *Araceae* Juss., *Lemnaceae* S. F. Gray // Флора европейской части СССР. Л. Т. 4. С. 210—217, 238, 314—321.

Clematis sarezica Ikonn. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 22. С. 60.

1982. Новое дополнение к флоре Памира // Нов. сист. высш. раст. Т. 19. С. 189—195.

Особенности флоры Бадахшана // 8-е Всесоюз. совещание по изучению высокогорий. Тез. докладов. Свердловск, Вып. 1. Флора. С. 22.

1983. Заметки по флоре Памира и Бадахшана // Нов. сист. высш. раст. Т. 20. С. 187—195.

Флора Кызыл-Эме — пример контактной флоры // Тез. докл. VII Делегатского съезда ВБО. Л. С. 47—48.

1984. Заметки о семействе *Caryophyllaceae*, 7 // Нов. сист. высш. раст. Т. 21. С. 61—67.

Особенности произрастания *Arctous alpina* (L.) Niedenzu в Тянь-Шане // Всесоюз. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий...». Тез. докл. Апатиты. С. 64—65. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

Роль арктоальпийцев во флоре и растительности Памира // Всесоюз. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий...». Тез. докл. Апатиты. С. 57—58. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

1985. Особенности флоры Памира, Бадахшана и Алайской долины // 9-е Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Тез. науч. совещ. Владивосток. С. 27—28.

1986. Флора и растительность долины р. Кызылэшма (Алайский хр.) // Растительный покров высокогорий. Л. С. 35—51. (Совместно с Г. М. Ладыгиной).

1987. Заметки о видах флоры Памира и Бадахшана, 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 227—231.

Заметки о семействе *Caryophyllaceae*, 8 // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 79—85.

1988. Заметки по флоре Памира и Бадахшана, 3 // Нов. сист. высш. раст. Т. 25. С. 178—181.

Итоги ботанических исследований высокогорий Средней Азии (1960—1985) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток. (Совместно с Г. М. Ладыгиной. Н. Н. Измайловой, Л. П. Лебедевой, Н. П. Литвиновой, Л. И. Носовой).

Особенности доминантных видов флоры Бадахшана // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. науч. совещ. Алма-Ата. С. 62.

Geranium pamiricum Ikonn. // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 26. С. 16.

1989. Заметки о видах флоры Памира и Бадахшана, 4 // Нов. сист. высш. раст. Т. 26. С. 179—183.

Роды *Aposeris* Neck, *Arnoseris* Gaertn., *Koelpinia* Pall., *Rhagadiolus* Scop., *Hedypnois* Mill. // Флора европейской части СССР. Л. Т. 8. С. 20—24.

1990. Заметки о семействе *Caryophyllaceae*, 9 // Нов. сист. высш. раст. Т. 27. С. 63—65.

Picea schrenkiana Fisch. et Mey, *Neotorularia humilis* (C. A. M.) Hedge et Leonard // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 27. С. 78—79.

1991. Два новых вида из Средней Азии // Нов. сист. высш. раст. Т. 28. С. 156—158.

Флора Бадахшана и Памира (состав, сравнительный анализ, ботанико-географическое районирование. Дис. ... докт. биол. наук (в форме науч. докл.). СПб. 71 с.

1992. Геоэлементы флор Памира и Бадахшана // 10-е Всесоюз. совещ. по изучению флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Новосибирск. С. 33.

К столетию со дня рождения Н. П. Иконникова-Галицкого // Бот. журн. Т. 77. № 12. С. 138—139.

Hedypnois cretica (L.) Dum.-Cours., *H. persica* Bieb., *Neotorularia sulphurea* (Korsh.) Ikonn., *Acantholimon langaricum* O. et B. Festsch., *A. velutinum* Czern., *Lonicera olgae* Regel et Schmalh. // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 28. С. 96—97, 103—104, 111—112, 114.

1993. Евгения Георгиевна Победимова (к 20-летию со дня смерти) // Бот. журн. Т. 78. № 11. С. 109—115. (Совместно с С. К. Черепановым).

Иван Тихонович Васильченко (к 90-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 78. № 12. С. 148—164. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Pyrethrum kovalevskiae Ikonn. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент. Т. 10. С. 636.

1994. Анатолий Валерианович Гурский / Соратники Н. И. Вавилова. СПб. С. 148—154. (Совместно с Т. Н. Ульяновой).

Два новых вида из семейства *Caryophyllaceae* // Бот. журн. Т. 79. № 10. С. 101—102.

Елена Константиновна Кардо-Сысоева (1904—1991) // Бот. журн. Т. 79. № 12. С. 107—112. (Совместно с А. Ф. Кардо-Сысоевым, Т. Г. Масловой).

Памяти Нинель Николаевны Измайловой (1933—1990) // Бот. журн. Т. 79. № 12. С. 112—117. (Совместно с С. Н. Шереметевым).

Роды *Calendula* L., *Leontopodium* (Pers.) R. Br., *Antennaria* Gaertn. // Флора европейской части СССР. СПб. Т. 7. С. 77—78, 90—94.

1995. Памяти Алексея Ермолаевича Гращенкова (1930—1994) // Растительные ресурсы. Т. 31. № 2. С. 120—127. (Совместно с И. Ф. Сациперовой).

Памяти Сергея Кирилловича Черепанова (1921—1995) // Бот. журн. Т. 80. № 8. С. 119—127. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым).

Род *Corrigiola* L. (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. Т. 80. № 12. С. 113—118.

Таксоны, названные в честь И. Ф. Шмальгаузена // Бот. журн. Т. 80. № 1. С. 123—127. (Совместно с С. Г. Жилиным).

«Флора Балтийских республик», т. 1 (рецензия) // Бот. журн. Т. 80. № 10. С. 105—108.

Юрий Дмитриевич Гусев // Бот. журн. Т. 80. № 3. С. 93—97. (Совместно с С. К. Черепановым).

1996. Илария Алексеевна Райкова (1896—1981) (к столетию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 81. № 9. С. 126—131.

Рец. Н. И. Орлова «Конспект флоры Вологодской области» // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 106—107.

Нина Трофимовна Нечаева (некролог) // Бот. вестн. № 2 (6). С. 3.

О двух видах рода *Minuartia* L. // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 102—103.

Очерк флоры верховьев р. Саук-Дары (южный склон пика Ленина) // Бот. журн. Т. 81. № 3. С. 83—87.

Памяти Василия Игоревича Кожанчикова (1934—1975) // Бот. журн. Т. 81. № 1. С. 116—118. (Совместно с Е. С. Чавчавадзе).

Семейства *Nitrariaceae*, *Biebersteiniaceae*, *Tropaeolaceae* // Флора Восточной Европы. СПб. Т. 9. С. 361—362, 389—390.

1997. История исследования флоры Горного Бадахшана // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 121—125.

1998. Анализ флоры долины р. Чечехты (Памир) // Бот. журн. Т. 82. № 5. С. 38—47.

Рец. Н. И. Орлова. «Определитель высших растений Вологодской области», 1997. 264 с. // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 152.

Памяти Игоря Александровича Линчевского (18 IX 1908—18 VII 1997) // Бот. журн. Т. 83. № 11. С. 119—126. (Совместно с Т. В. Егоровой, Т. В. Чернявской).

Памяти Татьяны Сергеевны Гейдеман (1903—1995) // Бот. журн. Т. 83. № 3. С. 154—157.

2000. Галина Михайловна Ладыгина (1929—1989) (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 85. № 5. С. 135—137. (Совместно с Е. И. Рачковской, Е. А. Волковой).

Памяти Анастасии Петровны Стешенко (Вознесенской) (12 X 1918—31 X 1999) // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 129—134. (Совместно с О. А. Семихатовой).

2001. Кирилл Владимирович Станюкович (1911—1986) (к 90-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 118—122.

Новый вид рода *Acantholimon* с Памира // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 92—93.

Семейство *Droseraceae* — Росянковые // Флора Восточной Европы. СПб. Т. 10. С. 302—305.

2002. Некоторые идеи С. И. Коржинского и развитие их в XX в. // Бот. журн. Т. 87. № 9. С. 138—143.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Г. И. Барабаш, Г. М. Камаева, В. А. Агафонов,
Н. Ю. Хлызова и др.

КОНСТАНТИН ФИЛИППОВИЧ ХМЕЛЕВ
(21 VI 1940—3 VII 2001)

G. I. BARABASH, G. M. KAMAEVA, V. A. AGAFONOV, N. Yu. KHLYZOVA ET AL. IN MEMORIAM: KONSTANTIN FILIPPOVICH KHMELEV (21 VI 1940—3 VII 2001)

Воронежский государственный университет
Поступила 08.10.2001

3 июля 2001 г. на 62-м году жизни после тяжелой и продолжительной болезни скончался доктор биологических наук, профессор Константин Филиппович Хмелев, заведующий кафедрой биологии и экологии растений Воронежского государственного ун-та (ВГУ), заслуженный деятель науки РФ, член Президиума и Совета Русского ботанического общества (РБО), председатель Воронежского отделения РБО, председатель секции ботаники Головного совета по биологии и биотехнологии, председатель докторского диссертационного совета по ботанике и экологии при ВГУ.

К. Ф. Хмелев родился 21 июня 1940 г. в г. Тбилиси в семье военнослужащего. Там он окончил среднюю школу, там же получил звание мастера спорта по вольной борьбе. Полученная в молодости хорошая физическая подготовка неоднократно помогала ему в дальнейшем. Так, после окончания школы в течение года он успешно служил матросом на рыболовецком сейнере. В 1960 г. К. Ф. поступил на биологический факультет Таджикского госуниверситета, где, будучи студентом младших курсов, участвовал в научных экспедициях по изучению лесов Памира. Руководителем этих экспедиций был известный писатель и ученый, доктор биологических наук, проф. К. В. Станюкович, заметивший перспективного студента и во многом определивший его научные интересы. В 1963 г. К. Ф. перевелся в Воронежский ун-т, который окончил с отличием в 1965 г. Его дипломная работа «Характеристика сфагновых болот Добринского района Липецкой области» была отмечена дипломом 1-й степени Минвуза РСФСР. Именно с этих пор изучение болотных экосистем на долгие годы стало приоритетным направлением его исследований, чему в значительной степени способствовало общение с такими учеными, как Н. С. Камышев, С. Н. Тюремнов, А. В. Гурский, Н. И. Пьявченко. Под непосредственным руководством первых двух (он был одновременно зачислен в аспирантуры Воронежского и Московского ун-тов) прошли его аспирантские годы, когда он сформировался как опытный экспедиционный работник, экспериментатор-болотовед и геоботаник широкого профиля.

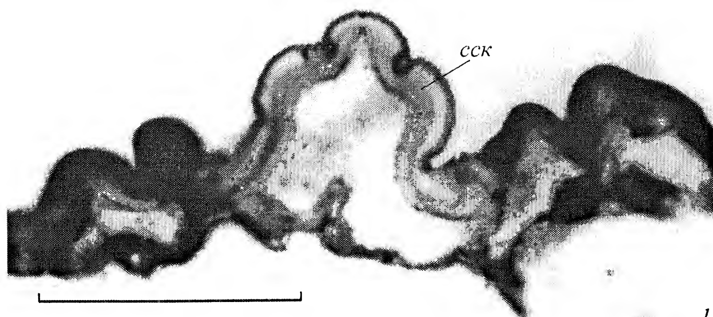
После защиты кандидатской диссертации «Сфагновые болота бассейна р. Матыры» К. Ф. стал работать на кафедре биологии и экологии растений ВГУ (тогда кафедра морфологии, систематики и географии растений), продолжая активную научную работу. В 1980 г. он защитил докторскую диссертацию «Закономерности развития болотных экосистем (на примере Центрального Черноземья)», а в 1982 г., получив звание профессора, возглавил кафедру своего учителя Н. С. Камышева, которой и руководил до последнего дня своей жизни.

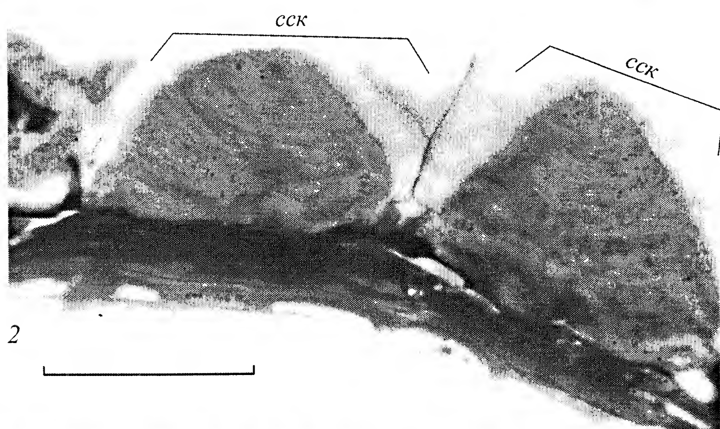
Основные научные интересы К. Ф. лежали в области биогеоценологии, биогеографии, фитоценологии и охраны окружающей среды. Им опубликовано свыше 400 научных и научно-популярных работ, в том числе 10 монографий, отличающихся фундаментальностью и широким профилем научной специализации. Он основал научную школу, подготовив около 30 кандидатов и 5 докторов наук по специальностям «ботаника» и «экология». В последние годы по его инициативе и при непосредственном участии сформировались два новых научных направления: популяционно-консортивный анализ и безопасность экологических систем; для регионального использования предложена «Программа по экологии и охране среды Центрально-Черноземного региона», которая широко применяется областными комитетами по экологии и охране среды.

Как талантливый педагог К. Ф. обладал уникальной способностью создавать активно действующие творческие коллективы из студентов, аспирантов, коллег по работе. По его инициативе организован ряд экспедиций с участием сотрудников и студентов, а в 1993 г. при кафедре был создан Музей растительного покрова Центрального Черноземья, экспозиции и материалы которого широко используются в обучении школьников, студентов, учителей.

За активную научную, педагогическую и общественную работу К. Ф. награждался дипломами и грамотами Президиума ВЦСПС, ЦК ВЛКСМ, Минвуза СССР, почетным знаком «За отличные успехи высшей школы» Минвуза СССР, почетной грамотой и знаком президиума Всероссийского общества охраны природы. В 1997 г. он стал лауреатом Государственной стипендии для выдающихся ученых РФ. В 1999 г. ему присвоено почетное звание заслуженный деятель науки РФ.

Смерть Константина Филипповича Хмелева в расцвете его творческих сил — большая потеря для ботанической науки, Воронежского ун-та и для всех, близко знавших его людей, в чьей памяти он останется навсегда.





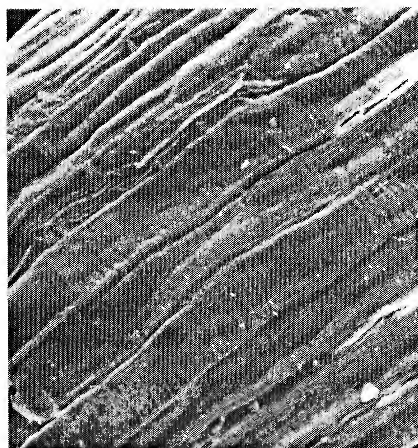
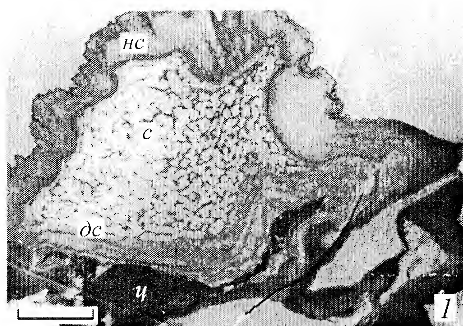
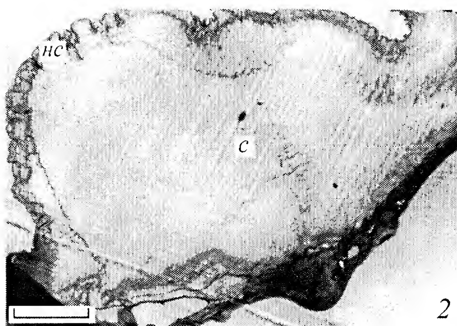


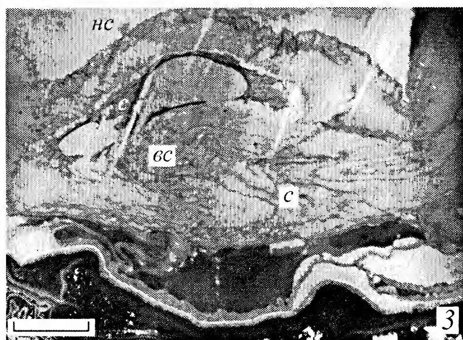


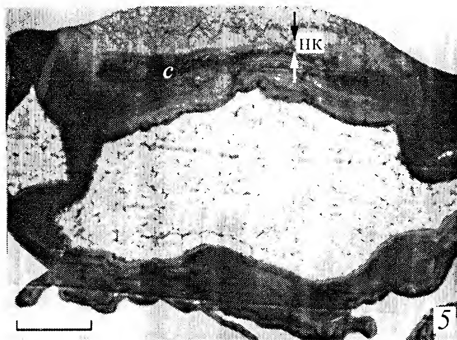
Таблица I. Поперечные срезы (*1*, *2*) и вид с поверхности (*3*, *4*) слизесодержащих клеток (*ссК*) и комплексов в экзокарпии семянок р. *Artemisia*.

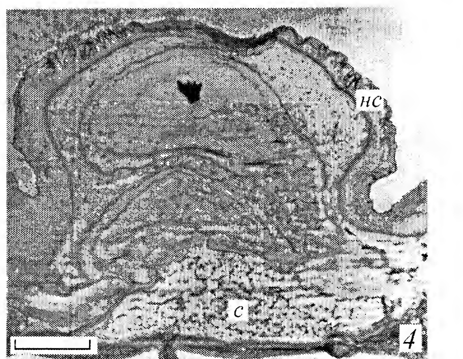
1 — *A. subarctica*; *2—4* — *A. commutata*. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4—10* мкм; *3* — 30 мкм.











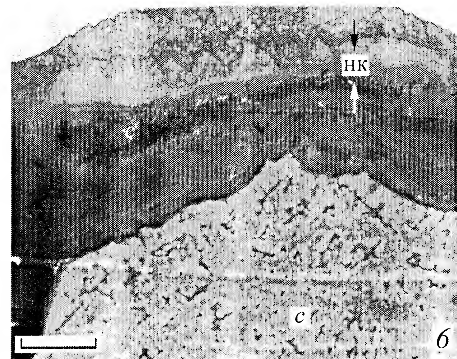


Таблица II. Общий вид слизесодержащих клеток (*сск*) перикарпия семянок *Artemisia arctica* (*1*, *2*) и *A. subarctica* (*3*—*6*).

1 — *сск* с толстой стенкой; *2* — *сск* с тонкой стенкой; *3*, *4* (парадермальный срез) — две *сск*, расположенные в один ряд; *5*, *6* (фрагмент) — две *сск*, расположенные одна над другой. *вс* — внутренняя антиклинальная клеточная стенка, *дс* — дополнительная клеточная стенка, *нк* — наружная клетка, *нс* — наружная клеточная стенка, *с* — слизь, *ц* — остатки цитоплазмы. Масштабная линейка: *1*—*6* — 10 мкм.

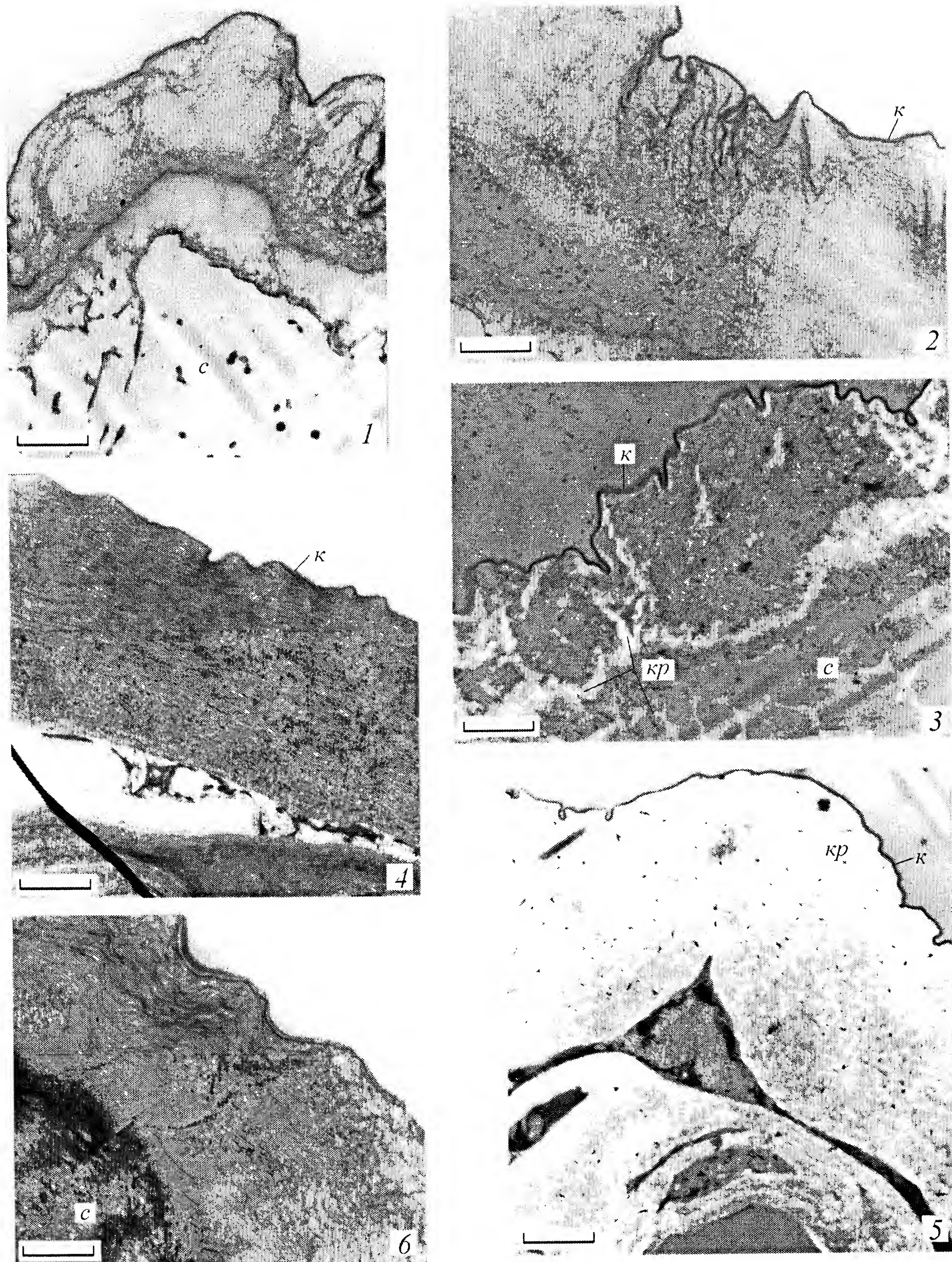


Таблица III. Фрагменты наружных клеточных стенок слизесодержащих (*сск*) и не содержащих слизи клеток перикарпия семянок *Artemisia arctica* (*1—5*) и *A. subarctica* (*6*).

1—3 — стенки покрыты тонкой кутикулой; *4*, *5* — клеточные стенки клеток, не содержащих слизи, покрыты тонкой кутикулой (*3*, *5* обработаны плавиковой кислотой); *6* — кутикула отсутствует. *к* — кутикула, *кр* — отложения кремния. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4*, *6* — 1 мкм; *3*, *5* — 3 мкм.

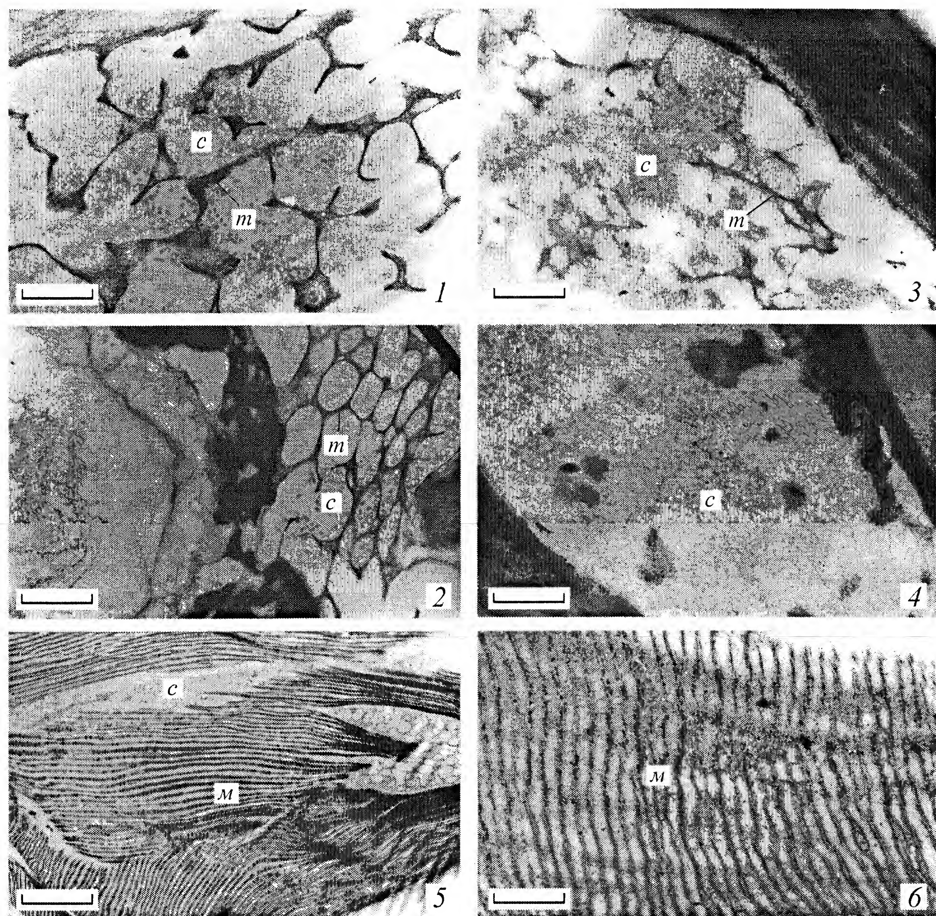


Таблица IV. Структура слизи (*1—4*) и целлюлозных мембран (*5*, *6*) в слизесодержащих клетках перикарпия семянок рода *Artemisia*.

1, *2* — *A. arctica*; *3*, *4* (слизь внутренней клетки) — *A. subarctica*; *5* — *A. commutata*, *6* — *A. pycnorhiza*. *м* — целлюлозные мембраны, *m* — уплотненные тяжи. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабная линейка: *1—4*, *6* — 1 мкм; *5* — 10 мкм.

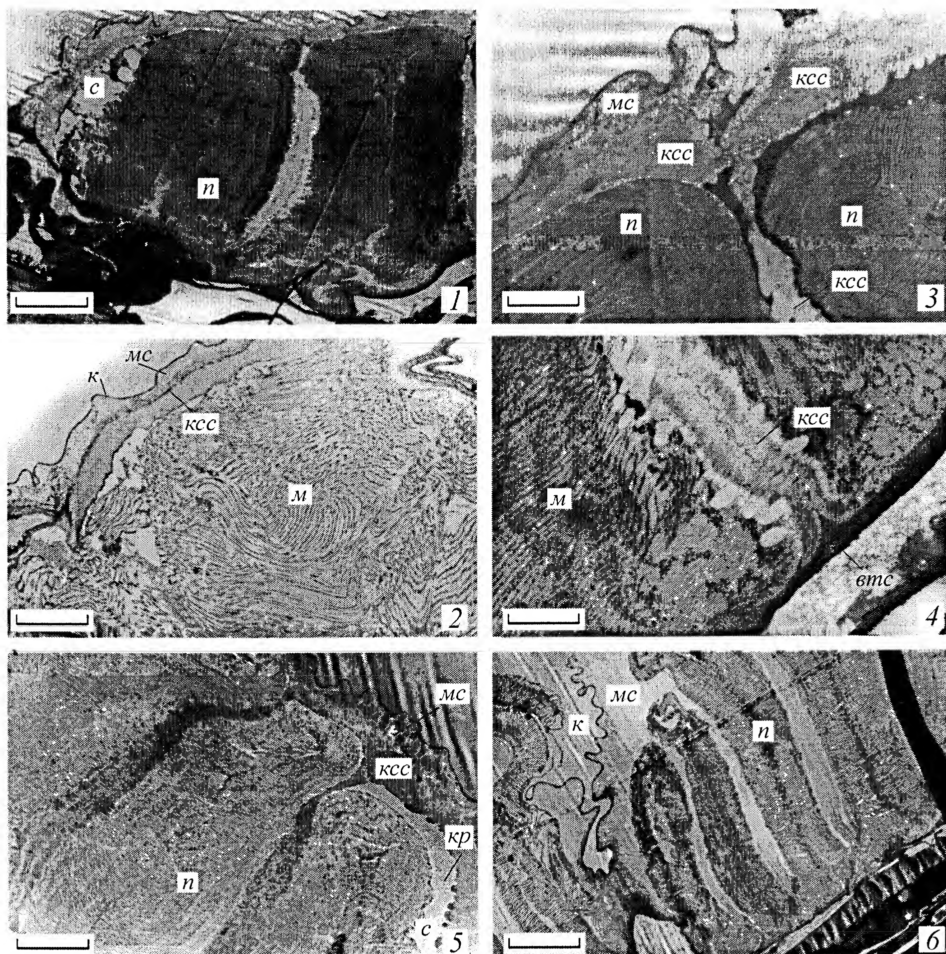


Таблица V. Фрагменты слизевых комплексов (*ск*) перикарпия семянок *Artemisia commutata* (*1—5*) и *A. pycnorhiza* (*6*).

1 — две слизесодержащие клетки комплекса; *2* — наружная клеточная стенка у частично разрушенного *ск*; *3* — две слизесодержащие клетки у наружной части *ск*; *4* — то же, у внутренней части *ск*; *5* — обработано плавиковой кислотой; *6* — несколько слизесодержащих клеток двух *ск*. *втс* — внутренняя тангенциальная стенка слизевого комплекса, *ксс* — клеточная стенка слизесодержащей клетки, *мс* — клеточная стенка материнской клетки, *п* — подковообразная структура. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабная линейка: *1*, *2*, *5*, *6* — 10 мкм; *3*, *4* — 3 мкм.

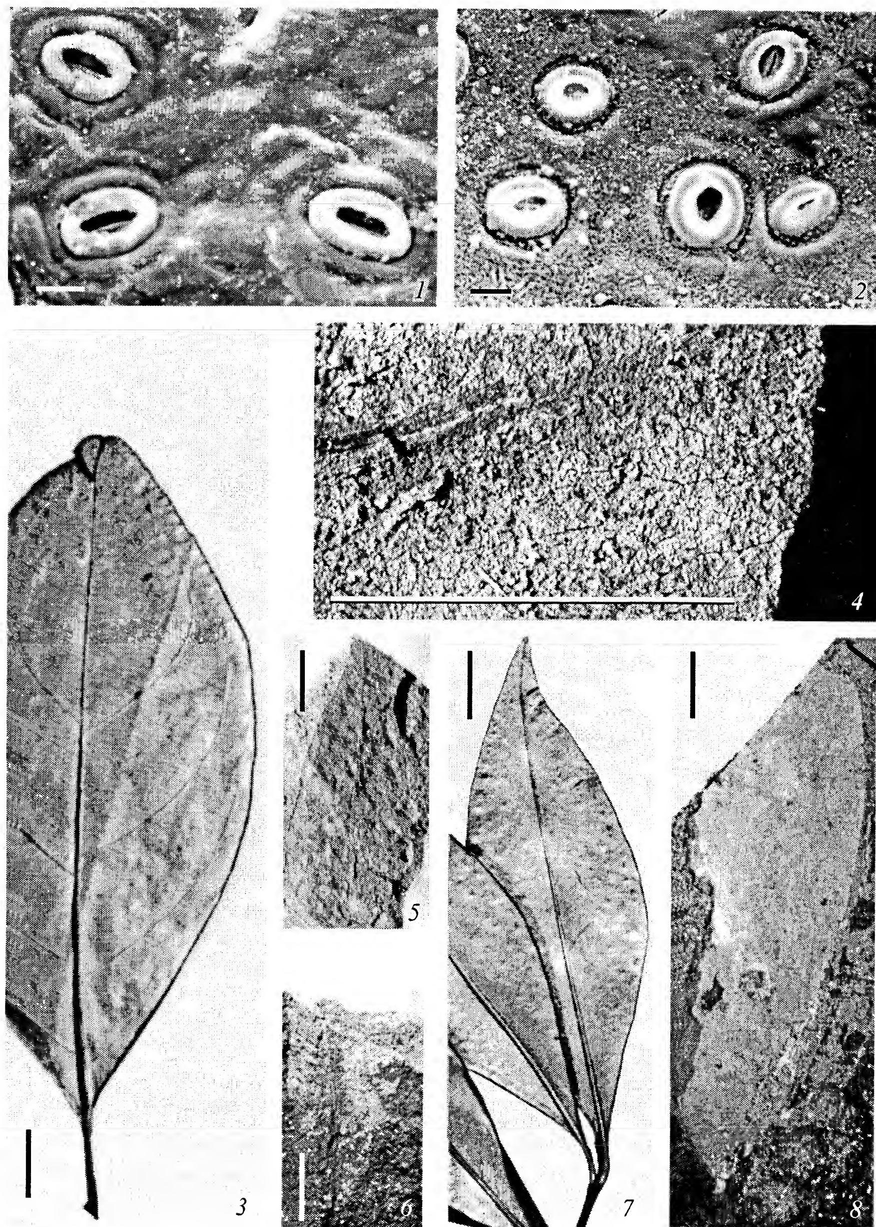
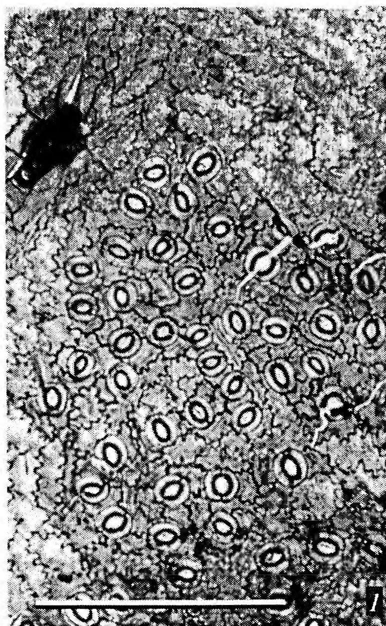
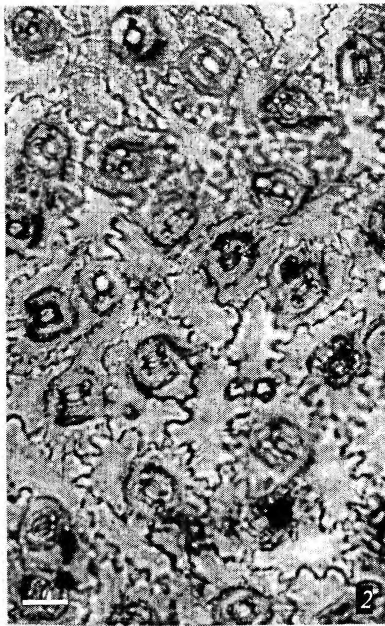


Таблица I.

1, *4—6*, *8* — *Rhodomyrtophyllum pasekovicum* Vikulin: *1* — устьичные комплексы, СЭМ, снаружи; *4* — обр. 118/1392, увеличенный фрагмент листа с тонкими жилками высоких порядков; *5* — верхушка листа, обр. 118/1392, изотип; *6* — голотип, обр. 116А/1392; *8* — обр. 403/1392; *3* — *Rhodomyrtus macrocarpa* Benth. (LE); *2* — *Eugenia sulcata* Spring ex Mart. (LE): устьичные комплексы, СЭМ, снаружи; *7* — *E. luschnathiana* Klotzsch (LE). Масштабная линейка: *1*, *2* — 10 мкм; *3—8* — 1 см.





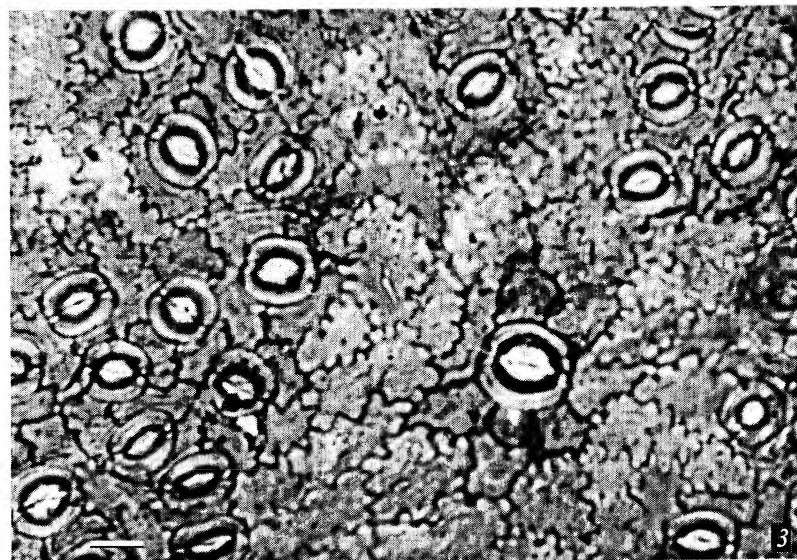


Таблица II.

1, *3* — ***Rhodomyrtophyllum pasekovicum***, обр. 116а/1392 — голотип, группа устьичных комплексов (световой микроскоп); *3* — то же, гигантское устьице; 2 — ***Eugenia spicata*** Lamarck (LE), абаксиальная (нижняя) поверхность листа, аномоцитные устьичные комплексы (световой микроскоп). Масштабная линейка: *1* — 200 мкм; *2*, *3* — 20 мкм.

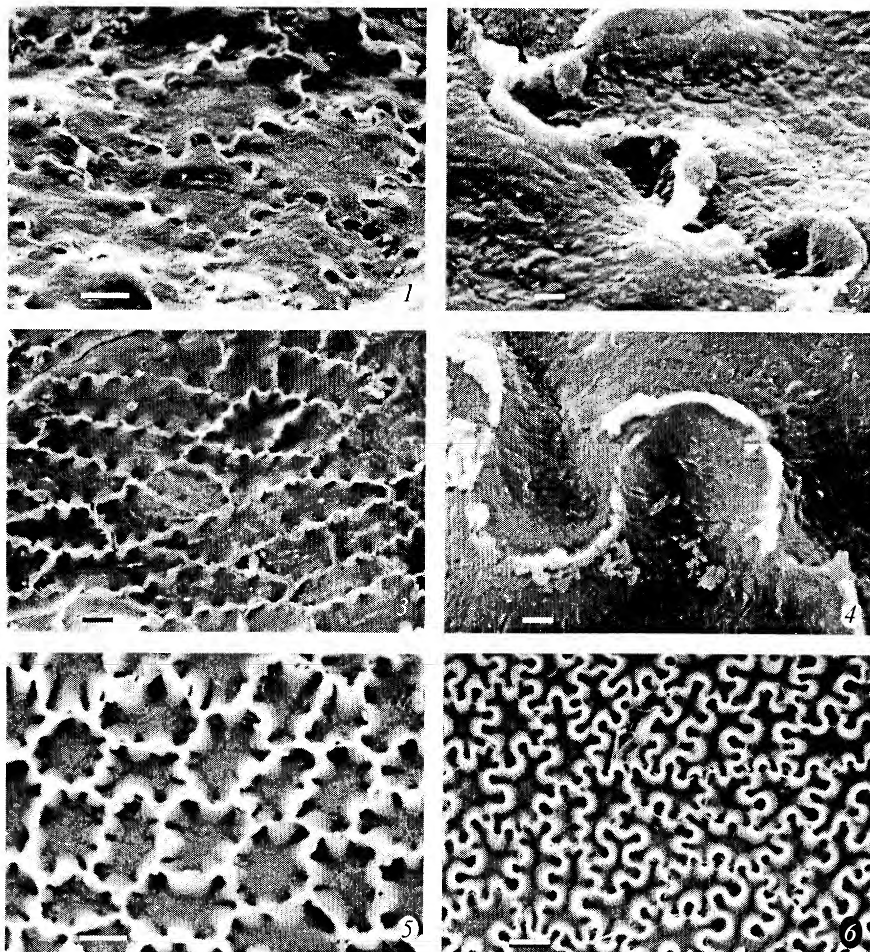


Таблица III. Микроморфология эпидермальных клеток.

1—4 — ***Rhodomyrtophyllum pasekovicum***, обр. 118/1392, извилистая форма антиклинальных стенок: «s»-, «ω» — конфигурация; *3* — умеренный «buttressing» антиклинальных стенок; *5* — *Rhodomyrtus macrocarpa* (LE), антиклинальные стенки с «подпорками» (-«buttressing»); *6* — *Eugenia spicata*, извилистая форма антиклинальных стенок. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 6* — 10 мкм: *2, 4* — 1 мкм.

К с. 28

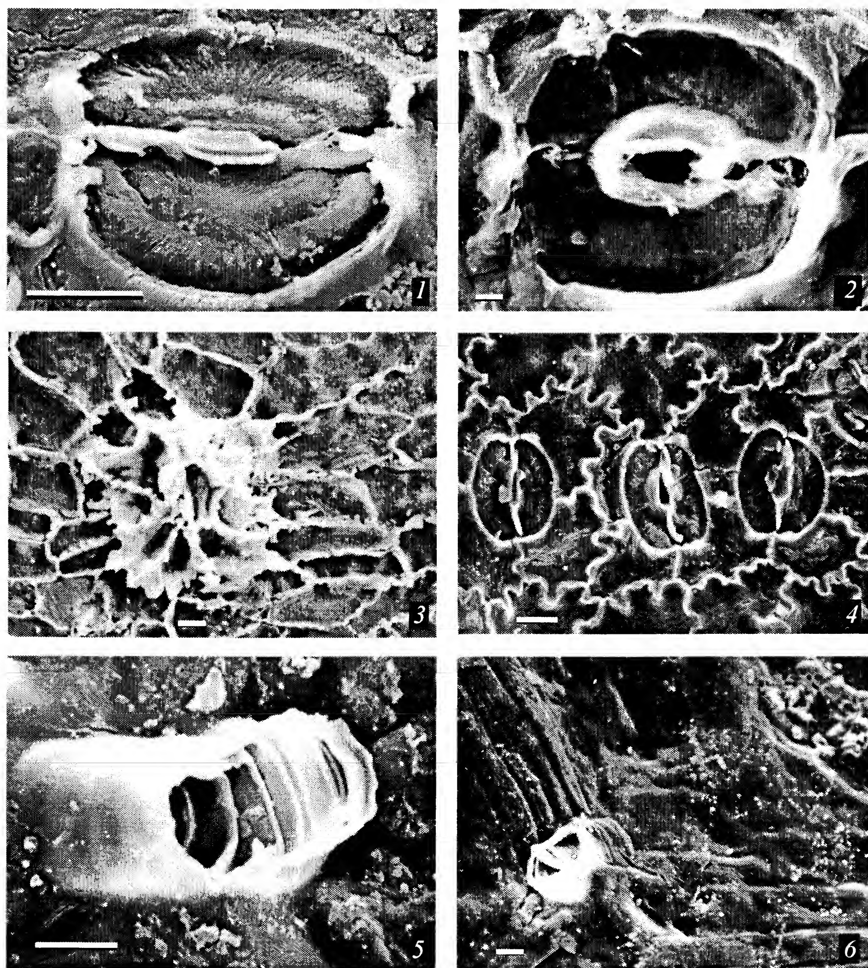
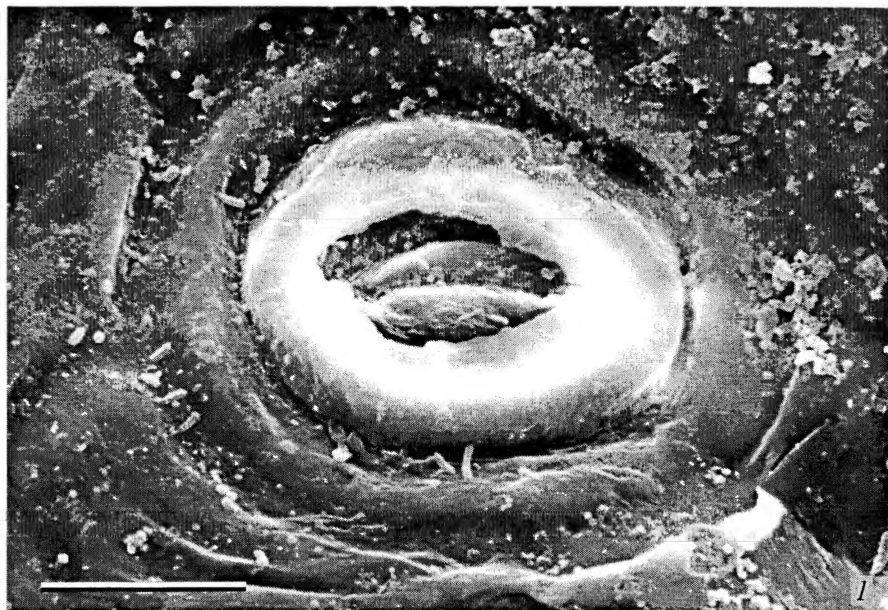


Таблица IV. Устьичные комплексы (*1*, *2*, *4*) и основания волосков (*3*, *5*, *6*).

1, *3—6* — *Rhodomyrtophyllum pasekovicum*, обр. 118/1392; *3* — вид изнутри; *5*, *6* — вид снаружи; *2* — *Eugenia luschnathiana* (LE). Масштабная линейка: *1*, *3—6* — 10 мкм; *2* — 1 мкм.



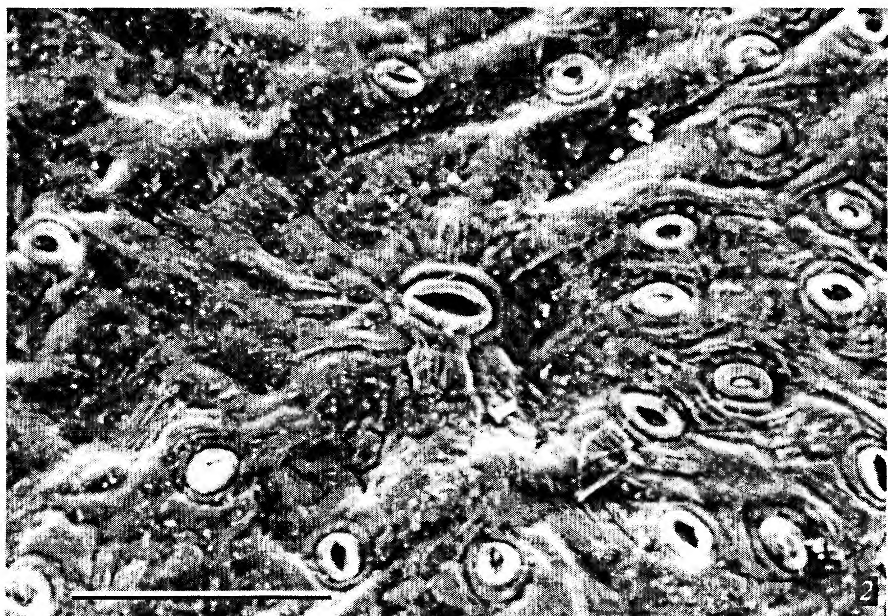
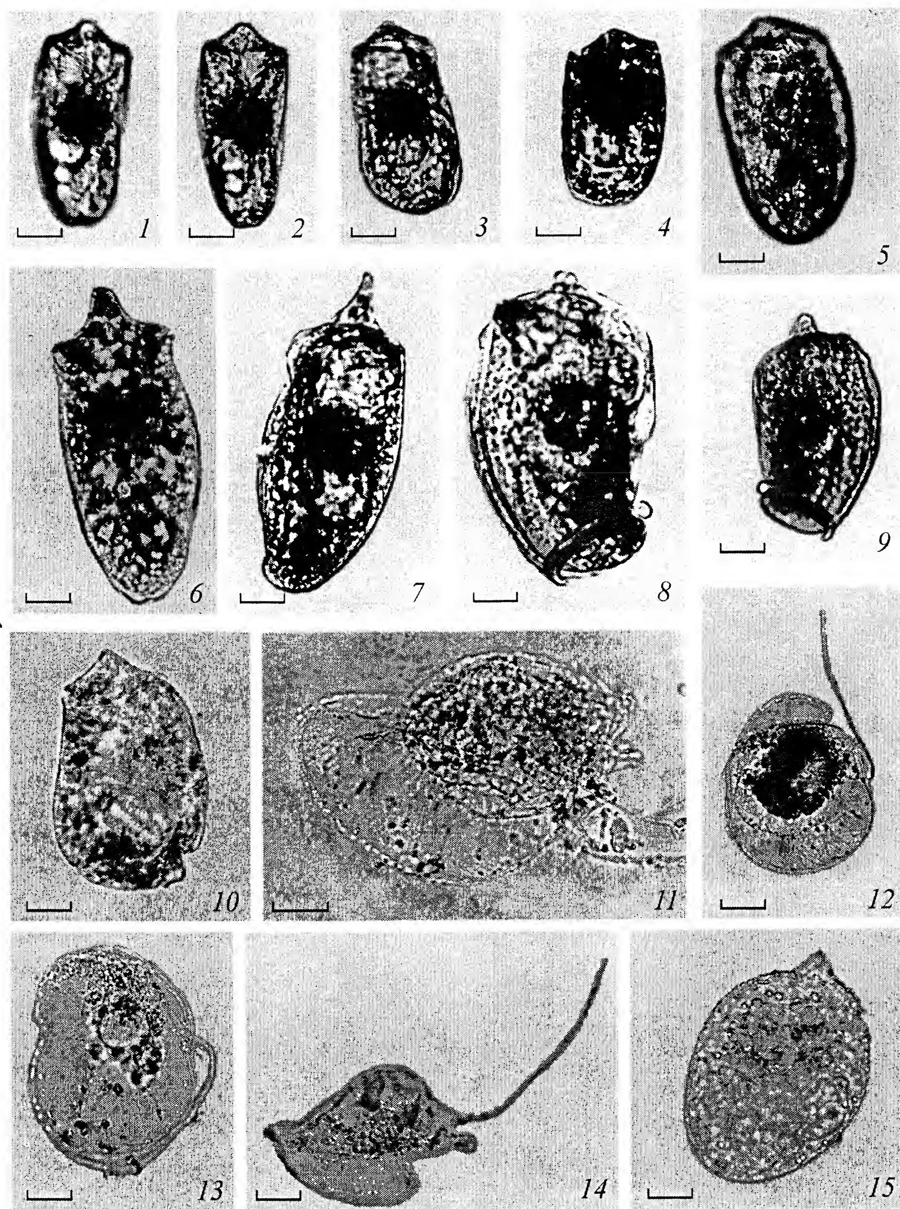


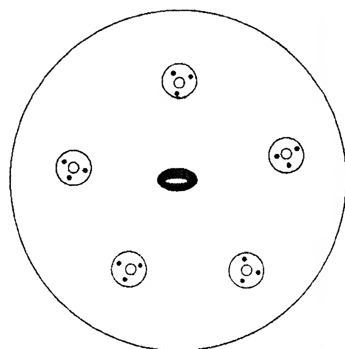
Таблица V.

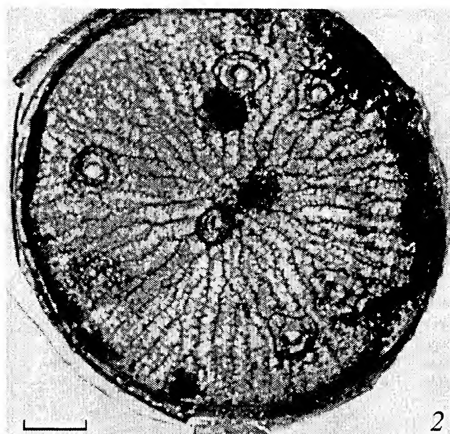
1, 2 — *Rhodomyrtophyllum pasekovicum*, обр. 118/1392. *1* — устьичный комплекс, *2* — гигантское устьице с крупны ми радиальными складками кутикулы. Масштабная линейка: *1*, *2* — 10 мкм.

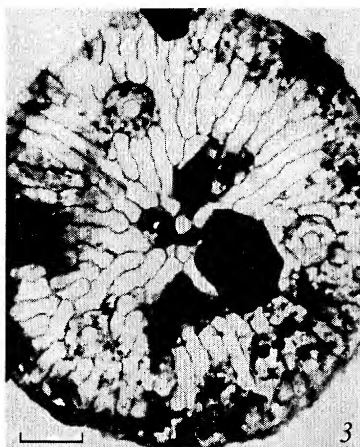


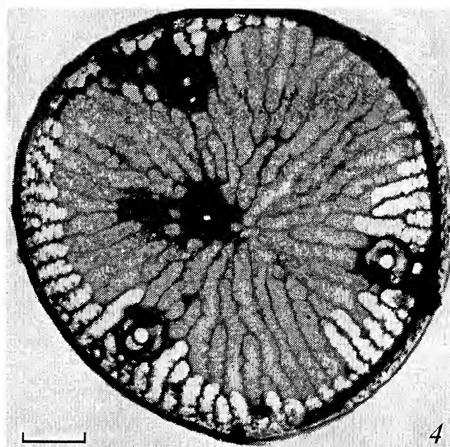
Spatulodinium pseudonoctiluca на разных стадиях жизненного цикла.

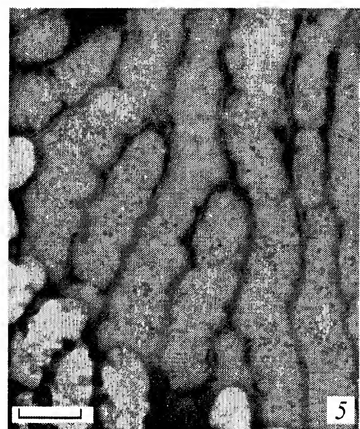
1—5 — клетка-трофонт на стадиях «а» и «b»: *1*, *2* — вид с брюшной стороны, *3—5* — вид разных клеток сбоку (*5* — видна боковая поверхность клетки с грануловидными частицами); *6*, *7*, *10* — трофонт на стадии «с» и «d», имеющий щупальцевидный апикальный вырост: *6*, *7* — вид клеток спереди, *10* — клетка сбоку; *8*, *9* — переходная фаза «е»: клетки с левой (*8*) и правой (*9*) сторон с щупальцем, наблюдаемым в нижней части тела; *11—14* — клетка-спорont: *11* — латерально-антапикальный вид клетки с анастомозными нитями на велуме, *12*, *13* — вид разных клеток с правой стороны, *14* — вид нижней половины правой стороны клетки с щупальцем; *15* — клетка в стадии перехода из споронта в трофонт. Масштабная линейка — 20 мкм.

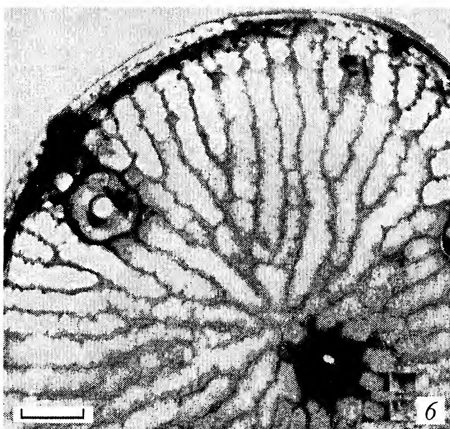












Minidiscus comicus.

1 — рисунок-схема общего вида створки; *2* — створка с 5 выростами с опорами и двугубым выростом; *3* — створка с 3 выростами с опорами; *4* — створка с 3 выростами с опорами, смещенными к краю створки; *5* — фрагмент наружной поверхности створки с мелкими шипиками и крибральными порами; *6* — фрагмент створки с двугубым выростом и выростом с опорами. *1*—*6* — ТЭМ. Масштабная линейка: *2*—*5* — 0.5 мкм; *6* — 0.1 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 9)

Стр.

ЛИШАЙНИКИ — LICHENES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 9) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 9) Стр.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 9. 1—160.*